Postverlagsort Berlin

PLANTA

ARCHIV FÜR WISSENSCHAFTLICHE BOTANIK

UNTER MITWIRKUNG VON

J. BONNER-PASADENA, **A. ERNST**-ZÜRICH, **H. v. GUTTENBERG**-ROSTOCK
R. HARDER-GÖTTINGEN, **O. RENNER**-MÜNCHEN, **W. SCHUMACHER**-BONN

HERAUSGEGEBEN VON

W. RUHLAND UNTERDEUFSTETTEN — **L. BRAUNER** MÜNCHEN — **E. BÜNNING** TÜBINGEN

48. BAND, 1. HEFT

MIT 35 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 20. NOVEMBER 1956)

SPRINGER-VERLAG
BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
1956

Planta (Berl.)

Preis DM 25.80

Planta. Archiv für wissenschaftliche Botanik

Begründet 1925. Band 1—34 (1945) herausgegeben von *W. Ruhland* und *H. Winkler*. (Band 1—21, 1934, als „Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie, Abteilung E). Band 35—47. Herausgegeben von *W. Ruhland* und *O. Renner*.

Die Zeitschrift **„Planta"**, Archiv für wissenschaftliche Botanik, steht in deutscher Sprache oder einer der Kongreßsprachen, sofern sie die Muttersprache des Autors ist, abgefaßten Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Botanik, abgesehen von solchen rein systematischen oder floristischen Inhalts, offen.

Arbeiten, welche einen Vermerk des Verfassers „Kurze Mitteilung" tragen, werden sobald wie möglich außerhalb der Reihenfolge des Eingangs abgedruckt. Ihr Umfang darf 4 Druckseiten nicht überschreiten; die Beigabe von Abbildungen ist nur in Ausnahmefällen angängig.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DM 40.— für eine Arbeit. Für „Kurze Mitteilungen" wird ein Unkostenersatz nicht erstattet.

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht. Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Es ist ferner ohne ausdrückliche Genehmigung des Verlages nicht gestattet, photographische Vervielfältigungen, Mikrofilme, Mikrophote u. ä. von den Zeitschriftenheften, von einzelnen Beiträgen oder von Teilen daraus herzustellen.

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit bis auf weiteres zusammen 75 Sonderdrucke unentgeltlich.

Aufnahmebedingungen siehe 3. Umschlagseite.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. Wilhelm Ruhland, (14a) *Unterdeufstetten über Crailsheim*, oder an *Professor Dr. Leo Brauner, München 19, Menzingerstr. 67, Botanisches Inst. der Universität.*

Springer-Verlag

Berlin W 35, Reichpietschufer 20, Fernsprecher 249251

und

Heidelberg, Neuenheimer Landstr. 28-30, Fernsprecher 27901

---

48. Band **Inhaltsverzeichnis** 1. Heft

Lindemann, R., Vergleichende cytologische Untersuchungen an den Liliaceen Bellevalia romana, Agapanthus umbellatus und Lilium regale. Mit 11 Textabbildungen 2

Augsten, H., Wachstumsversuche mit isolierten Weizen-Embryonen. Mit 8 Textabbildungen 24

Huber, H., Die Abhängigkeit der Nektarsekretion von Temperatur, Luft- und Bodenfeuchtigkeit. Mit 11 Textabbildungen 47

Guttenberg, H. v., und K. Zetsche, Der Einfluß des Lichtes auf die Auxinbildung und den Auxintransport. Mit 5 Textabbildungen 99

Die Herren Prof. RUHLAND und Prof. RENNER haben den Wunsch, nach langjähriger Tätigkeit aus der Redaktionsführung der „Planta" auszuscheiden. An ihre Stelle werden in Zukunft die Herren Prof. BRAUNER und Prof. BÜNNING treten. Herr Prof. RUHLAND wird sich jedoch noch für eine gewisse Übergangszeit an der Schriftleitung beteiligen. Herr Prof. BÜNNING nimmt an den eigentlichen Redaktionsgeschäften erst nach einem Wechsel in der Hauptschriftleitung der „Zeitschrift für Botanik" teil, um zu vermeiden, daß ein Herausgeber zugleich an zwei Zeitschriften mit ähnlichen Aufgaben entscheidend mitwirkt.

Die neuen Herausgeber und der Verlag danken Herrn Prof. RUHLAND als Begründer und langjährigem Herausgeber und Herrn Prof. RENNER als Herausgeber für ihre mühevolle Arbeit.

Planta, Bd. 48, S. 2—23 (1956)

Aus dem Botanischen Institut der Universität Freiburg i. Br.

VERGLEICHENDE CYTOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN AN DEN LILIACEEN BELLEVALIA ROMANA, AGAPANTHUS UMBELLATUS UND LILIUM REGALE*

Von

RICHARD LINDEMANN

Mit 11 Textabbildungen

(Eingegangen am 28. April 1956)

A. Einleitung

Abgesehen von den Differenzen in den Chromosomenzahlen und relativ geringfügigen Unterschieden im Aufbau und Formwechsel der Chromosomen stimmt die sichtbare Struktur der Kerne in Teilung befindlicher bzw. teilungsbereiter Zellen bei den höheren Pflanzen in ihren wesentlichen Grundzügen überein. Der gesetzmäßige Ablauf von Mitosis und Meiosis, dessen reibungsloser Vollzug als wesentlichste Funktion solcher Zellen angesehen werden muß, setzt eine bestimmte Grundübereinstimmung voraus. Die Mannigfaltigkeit der genetischen Konstitution bleibt wegen der geringen Größe der Elemente, die das Erbanlagenmuster aufbauen, der mikroskopischen Analyse unzugänglich. Veränderungen, die sich vermutlich während des Ablaufes der Zelldifferenzierung an der Feinstruktur der Chromosomen abspielen und möglicherweise die Aktivierung und Inaktivierung bestimmter Gene zur Folge haben, lassen sich ebenfalls nicht erkennen. Häufig ist aber die Ausbildung der Dauergewebe auch begleitet von mikroskopisch sichtbaren Veränderungen im Ruhekern, und solchen Unterschiedlichkeiten sollte in der vorliegenden Arbeit nachgegangen werden. Dabei wurde einmal untersucht, ob sich gewebespezifische Differenzen im Aufbau der Kerne erkennen lassen, und außerdem, ob diese in homologen Geweben einander entsprechen. Es wurden dazu drei Liliaceen: *Bellevalia romana*, *Lilium regale* und eine Gartenform von *Agapanthus umbellatus*, ausgewählt, deren Kerne sich in ihrem Chromatingehalt und — wie sich bei der Untersuchung herausstellte — auch in der Art des Heterochromatins unterscheiden.

Während der Bearbeitung der Kernteilungen, die ja stets Voraussetzung für die Einsicht in die Bildung der Ruhekerne oder ruhekern-

* Auszug einer Dissertation der Nat.-Math. Fakultät der Universität Freiburg i. Br. Herrn Prof. Dr. F. OEHLKERS danke ich für die Anregung des Themas und die Unterstützung der Arbeit. Herrn Dr. RESCH sage ich Dank für seine Hilfe.

ähnlichen Strukturen bleibt, fanden sich in bestimmten Stadien periodisch auftretende Stoffwechselprodukte im Plasma der Zellen. Ihre Entstehung und Rückbildung wurde eingehend bearbeitet; es ergaben sich dabei bestimmte Gesetzmäßigkeiten, die Rückschlüsse auf ihre Bedeutung zulassen.

B. Material und Methode

Alle untersuchten Gewebe, ebenso Pollen und Pollenschläuche, wurden mit Alkohol-Eisessiggemisch (3 Teile Alkohol, 1 Teil Eisessig) fixiert und mit normaler oder starker Carmin-Essigsäurelösung (0,5 g bzw. 2,5 g Carmin auf 200 cm³ 50%ige Essigsäure) unter Zusatz von Eisenchlorid nach Lorbeer (1934) gefärbt. Die Kerne von Wurzelspitzen, Pollenmutterzellen und Pollenkörnern wurden in Quetschpräparaten, die der Stengel und Blätter an Handschnitten untersucht. Um gut erhaltene Kernstrukturen zu bekommen, war es hierbei wichtig, vor dem Schneiden zu fixieren, nicht danach. Zur Beobachtung der Kernentwicklung in den Pollenschläuchen ließ ich Pollen reifer Antheren von *Bellevalia* und *Agapanthus* in einer feuchten Kammer auf Objektträgern keimen, die mit Eiweißglycerin bestrichen und mit einem Tropfen Rohrzucker-Borsäurelösung (5% Rohrzucker, 0,01% Borsäure, Schmucker 1934) angefeuchtet waren. Die Pollenkörner keimten darin bei Zimmertemperatur sehr gut, und die Entwicklung der Kerne ließ sich bis zum Abschluß der Mitose des generativen Kerns verfolgen. Bald darauf platzten die Pollenschläuche bei dieser Kulturmethode. Zur Fixierung und Färbung wurde nach Absaugen der Zuckerlösung zunächst für 1—5 min Alkohol-Eisessiggemisch aufgetropft und dieses dann durch Carmin-Essigsäurelösung ersetzt. Die Pollenkörner von *Lilium regale*, die auf dem Objektträger nur schlecht keimten, entwickelten gut Pollenschläuche in Petrischalen auf Filtrierpapier, das mit Rohrzucker-Borsäurelösung getränkt war. Da sie jedoch auch hier nach einiger Zeit ihr Wachstum einstellten, wurden zur Untersuchung der späteren Stadien Pollenschläuche im Freien stehender, frühmorgens bestäubter Lilien nach einer Methode von Straub (1939) in 5%iger Rohrzuckerlösung aus den Griffeln herauspräpariert, auf Objektträgern lang ausgezogen und nach Abtropfen des Wassers etwa 2 min lang fixiert und anschließend gefärbt.

Optik: Binokulares Stativ von Seibert und Ortholux von Leitz. Mikrophotographien: Busch-Aufsatzkamera und Horizontal-Vertikalkamera von Zeiss. Zeichnungen: Zeichenarm von Zeiss-Winkel.

C. Ergebnisse

1. Die Kernstruktur im Meristem der Wurzelspitzen

Die euchromatischen Bestandteile der Ruhekerne im Wurzelspitzenmeristem zeigen bei allen drei Pflanzen Chromonemastruktur. Die Chromonemen sind einheitlich dick und gleichmäßig gefärbt, Chromomeren sind nicht zu erkennen. Bei *Bellevalia* liegen den Nucleolen kleine Chromozentren an, die den von Darlington (1926) als A und D bezeichneten SAT-Chromosomen zugehören. Sie sind nicht so deutlich ausgeprägt wie beispielsweise in den Ruhekernen der Blattepidermis, in manchen Präparaten findet man sie überhaupt nicht. Die Kerne von *Lilium regale* enthalten zahlreiche kleine Chromozentren. Bei *Agapanthus* liegt das Heterochromatin in Form von kleineren und größeren

Schollen vor, die kreis- oder hufeisenförmig einen Kernpol umgeben oder mehr oder weniger gleichmäßig über den Kern verteilt sind. Die Chromozentren von *Bellevalia* und *Lilium* erscheinen homogen, diejenigen von *Agapanthus* dagegen sind ähnlich wie das Euchromatin von feinfädiger Struktur (Abb. 1). Wahrscheinlich handelt es sich auch hier um entspiralisierte Chromonemen, die lediglich etwas dicker und intensiver gefärbt sind als die euchromatischen. Besonders deutlich wird diese Struktur bei Beginn der Mitose, wobei sich die Chromozentren auflockern und die in den Ruhekernen vorhandene Tendenz zu Verklebungen schwindet.

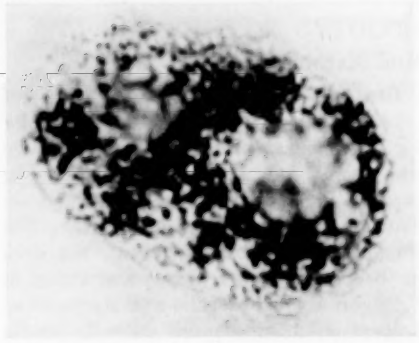


Abb. 1. *Agapanthus*; Ruhekern aus dem Wurzelspitzenmeristem mit fädiger Chromozentrenstruktur. 2250:1

2. Die Kernstruktur in den Sproßachsen- und Blattgeweben

Die Stengel aller drei Pflanzen zeigen im Querschnitt ein ähnliches Bild. Auf die Epidermis folgt ein mehrschichtiges Assimilationsparenchym, das vom Parenchym des Zentralzylinders durch einen ebenfalls mehrschichtigen Collenchymring getrennt ist. Es wurden die Kerne in diesen Geweben untersucht und außerdem diejenigen der Parenchym-, Sieb- und Geleitzellen der Leitbündel, in den Blättern dagegen nur die der Epidermis-, Palisaden- und Schwammparenchymzellen.

a) Bellevalia romana. Von *Bellevalia* gelangten Kerne aus Stengeln solcher Inflorescenzen zur Untersuchung, deren jüngste Blüten gerade oder seit wenigen Tagen verblüht waren. Die Schnitte wurden dicht über der Zwiebel und unterhalb des Blütenstandes durchgeführt; dabei waren keine Unterschiede zwischen diesen beiden Regionen feststellbar. Die Siebröhren sind kernlos, die Zellen aller anderen Gewebe enthalten einen Kern. Seine Struktur weist nirgends Besonderheiten auf, sondern gleicht derjenigen der Wurzelmeristemkerne. Die Form dagegen variiert erheblich. Im allgemeinen enthalten lange, schmale Zellen auch ebensolche Kerne, während in kurzen, breiten gedrungenere Formen vorherrschen. So kommen die längsten Kerne in den Zellen des Collenchyms und in den Geleitzellen vor. Innerhalb eines Gewebes haben die Kerne gewöhnlich ähnliche Gestalt. Nur im Parenchym der Leitbündel treten alle möglichen Variationen auf. Die Kerne sind hier meist ellipsoid- oder spindelförmig, aber auch linsenförmig, gelappt oder langgestreckt mit abgerundeten oder fischschwanzförmigen Enden. Am regelmäßigsten sind die Umrisse der Kerne der Geleitzellen und der Parenchymzellen im Zentralzylinder. Die ersteren sind im Querschnitt kreis- oder ellipsen-

förmig, langgestreckt und an den Enden abgerundet, die letzteren scheiben- oder linsenförmig. In der Epidermis und im Collenchym herrschen spindel- und ellipsoidähnliche Gestalten vor. Hantelförmige Kerne wie bei *Lilium* treten — wenigstens in diesem Entwicklungsstadium — nicht auf.

Die Kerne in den untersuchten Geweben der Blätter zeigen in ihrer Struktur keine Unterschiede gegenüber denen des Stengels. In der Epidermis sind sie in den basalen Abschnitten der Blätter am Anfang der Streckungszone in den noch kurzen Zellen rund, um sich mit zunehmender Streckung der Zellen ebenfalls auszudehnen. Dabei nehmen sie meist spindelförmige Gestalt an. Ab und zu liegen auch in der ausdifferenzierten Zone noch kürzere Zellen, die dann Kerne von mehr oder weniger gedrungener Form enthalten. Die Kerne der Schließzellen, ihre Nucleolen und Trabanten sind kleiner als die der anderen größeren Epidermiszellen.

b) Agapanthus umbellatus. Bei *Agapanthus* wurden die Kerne am jungen, mit der Streckung gerade beginnenden und am ausgewachsenen Stengel zur Zeit der Samenreife untersucht. Der junge, die Inflorescenz tragende Schaft war etwa 20 cm lang. Die Präparate, die aus Schnitten dicht über den obersten Blättern hergestellt wurden, wiesen nur noch ganz vereinzelte Mitosen auf. In den noch nicht oder nur wenig gestreckten Zellen waren die Kerne meist linsenförmig, in den schon gedehnten Geleitzellen glichen sie in ihrer Gestalt denen von *Bellevalia*. Die Siebröhren und Zellen des Collenchyms hatten sich ebenfalls bereits gestreckt und beträchtliche Längen erreicht. Ihre spindelförmigen Kerne unterschieden sich deutlich von allen anderen. Sie waren schwächer gefärbt und ließen in der Regel bedeutend weniger, oft fast gar kein Heterochromatin erkennen. Das Euchromatin erschien feinfädig. Im Gegensatz dazu färbten sich die anderen Kerne intensiv und besaßen größere kompakte Chromozentren. Abb. 2a zeigt einen nahezu vollkommen euchromatischen Kern einer Siebröhre und daneben (b) einen normalen heterochromatischen aus einer derselben Siebröhre anliegenden Geleitzelle, Abb. 2d einen Kern aus dem sich streckenden Collenchym und daneben (c) einen aus dem benachbarten Rindenparenchym.

In den heranwachsenden Sproßachsen strecken sich mit den Zellen — außer im zentralen Parenchym — auch die Kerne in die Länge; im ausdifferenzierten Stengel finden sich ähnliche Formen wie bei *Lilium* und *Bellevalia*. Amitotische Einschnürungen, wie sie bei *Lilium* auftreten, kommen nur selten vor. Der Heterochromatingehalt im Parenchym des Zentralzylinders hat abgenommen. Es sind nur noch kleine Chromozentren vorhanden, die meist isoliert voneinander liegen. Im Collenchym kommen auch jetzt alle Übergänge vor von Kernen, die vollkommen chromozentrenfrei sind, zu solchen, die ebensoviel Hetero-

chromatin aufweisen wie die Kerne in Epidermis und Rinde. In den Siebröhren finden sich überhaupt keine Kerne mehr.

Das Aussehen der Kerne im Blatt (Epidermis, Palisaden- und Schwammparenchym) stimmt in gut fixierten und nicht zu stark gefärbten Präparaten mit demjenigen der Interphasenkerne des Wurzel-

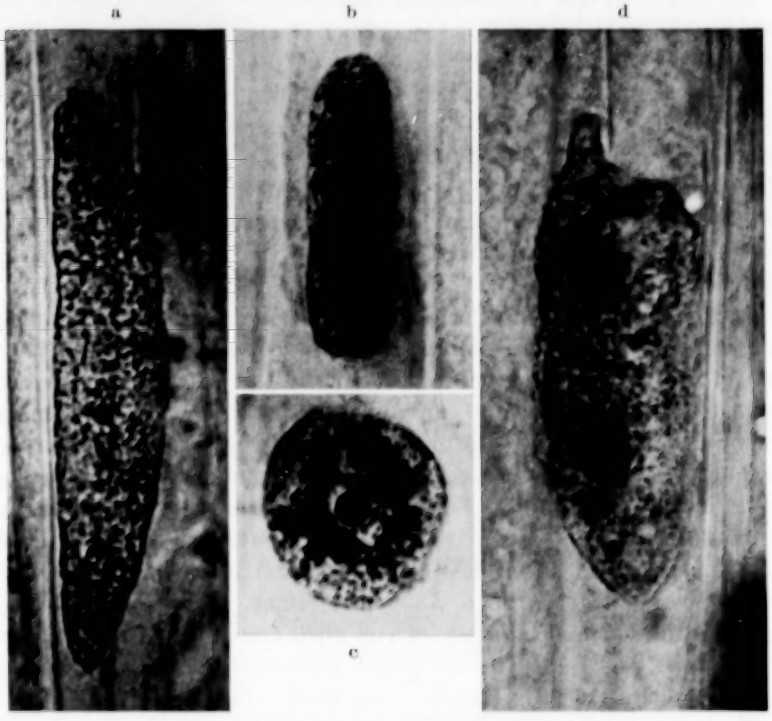


Abb. 2a—d. *Agapanthus*; Kerne aus dem jungen, in Streckung befindlichen Stengel. a Siebröhrenkern. b Kern aus einer dieser Siebröhre anliegenden Geleitzelle. c Kern mit normalem Heterochromatingehalt aus dem Rindenparenchym. d Chromozentrenfreier Kern aus dem Collenchym. 1350:1

spitzenmeristems überein: Die Chromozentren zeigen die gleiche Verteilung wie dort und setzen sich aus fädigen Elementen zusammen, die intensiver gefärbt und etwas dicker sind als die Chromonemaschleifen im Euchromatin (Abb. 3a). Es kann sich dabei nicht um Zerstäubungsstadien von eventuell ablaufenden Endomitosen handeln; denn diese Struktur findet sich in den Blättern jeden Alters, außerdem in gut fixierten und gefärbten Präparaten in den meisten Kernen.

c) Lilium regale. Von *Lilium* wurden Schnitte aus der Sproßbasis abgeblühter Pflanzen untersucht. Die Siebröhren sind auch hier kernlos. Alle anderen Zellen enthalten einen Kern, dessen Form im allgemeinen etwa derjenigen bei den beiden anderen Pflanzen in den entsprechenden

Geweben gefundenen gleicht. Deutliche Unterschiede finden sich indessen im Assimilationsparenchym und dem darunterliegenden Collenchym. Neben normal gestalteten Kernen kommen hier — im ersteren selten, im letzteren sehr häufig — eigenartige Doppelformen vor, die durch amitotische Einschnürungen entstehen (Abb. 3b, c). Oft machen sie auch den Eindruck, als seien sie aus unvollständigen Mitosen hervorgegangen. Kernteilungen laufen jedoch zu dieser Zeit nicht mehr ab, anstatt dessen finden sich alle Übergänge von normaler zu hantel-

a b c

Abb. 3a—c. a *Agapanthus*; Kern im Schwammparenchym des Blattes mit Chromonemastruktur der Chromozentren. 2025:1. b, c *Lilium*; amitotisch eingeschnürte Kerne aus dem Collenchym des Stengels

förmiger Gestalt des Kernes. Auch das Vorkommen von zwei und mehr Einschnürungen und die Chromozentrenzahl in den oft verschieden großen Kernteilen, deren Summe der in normalen Kernen vorhandenen Anzahl entspricht, weisen auf die amitotische Entstehung solcher abweichenden Gestalten hin.

Die Struktur der Kerne ist in allen Geweben einheitlich: Im feinfädigen Euchromatin liegen etwa 35—50 kleine Chromozentren. Sie sind kompakt wie in den Wurzelspitzen. Auch die Kerne im Parenchym des Zentralzylinders, die bei *Agapanthus* heterochromatinarm sind, weichen in ihrem Bau nicht von denen der anderen Gewebe ab. — Im Palisaden- und Schwammparenchym und in den Epidermiszellen der Blätter finden sich keine unregelmäßigen Kerngestalten, ebenso weist die Struktur hier keine Besonderheiten auf.

3. Die Kernstruktur im reifenden Pollen von Bellevalia und Agapanthus

a) Bellevalia romana. Die aus der Telophase II der Meiosis hervorgehenden Kerne zeigen die gleiche Struktur, wie sie für die verschiedenen Gewebe beschrieben wurde. Sie wachsen bis zur Pollenkornmitose heran,

während gleichzeitig das Plasma an Masse zunimmt und die Nucleolen ihr Volumen vergrößern. Häufig finden sich zu dieser Zeit kleine Kügelchen in den Kernen, die ähnlich gefärbt sind wie die Nucleolen und vermutlich von diesen ausgestoßen werden. Vor Beginn der Mitose rücken die Kerne nahe an das eine Ende des Pollenkorns. Die Spindelachse der Teilungsfigur ordnet sich — im Gegensatz zu *Agapanthus* — in seiner Längsachse oder etwas schräg dazu so an, daß der generative Kern an den einen Pol, der vegetative etwa in die Mitte zu liegen kommt. Schon während der telophasischen Auflockerung beginnt ein lebhaftes Wachstum des vegetativen Kernes und seiner ein bis zwei Nucleolen, das auch

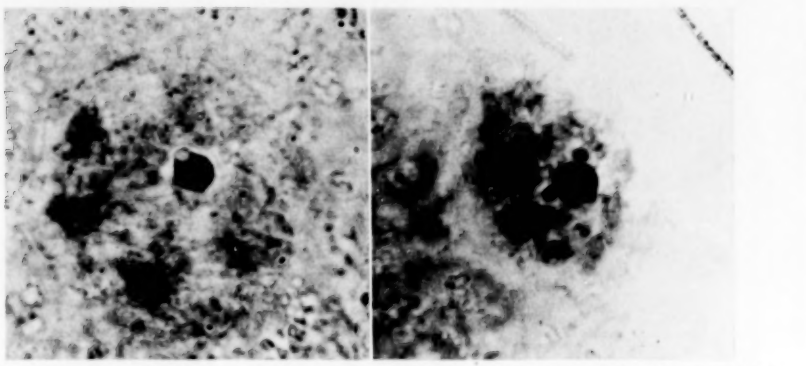
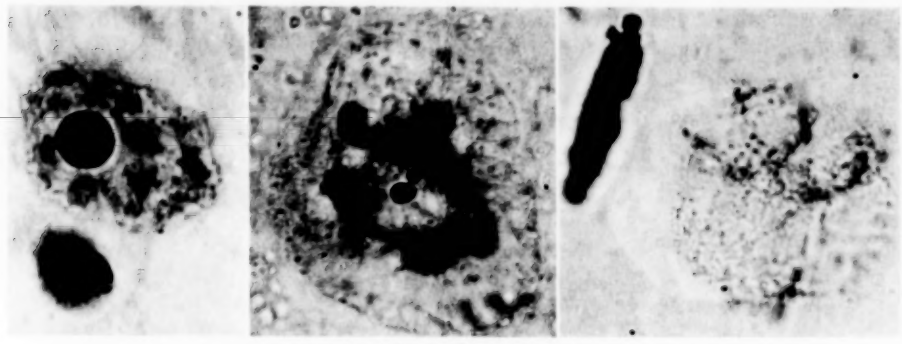


Abb. 4. *Belleralia*; Abbau des Nucleolus im vegetativen Kern des Pollenkorns. 1050:1

nach beendeter Mitose noch andauert, wobei die anfänglich normale Färbbarkeit immer mehr abnimmt. Wenn der Kern seine maximale Größe erreicht hat, vielleicht auch schon etwas früher, fangen die Nucleolen an, zunächst vereinzelt, dann immer häufiger kleine Kügelchen abzugeben (Abb. 4). Sie sind etwas heller gefärbt als der übrige Nucleoleninhalt und dürften mit den Vacuolen identisch sein, die in den Nucleolen in verschiedener Zahl vorkommen und auch in den Zellen der anderen Gewebe und Pflanzen gefunden wurden. Die Kügelchen lösen sich verhältnismäßig rasch auf, nur selten finden sich mehr als zwei in einem Kern.

Während dieser Vorgänge kondensiert sich in dem bereits weitgehend ausgeblichenen euchromatischen Material eine etwas heller als der Nucleolus gefärbte, optisch homogene Substanz in Form von etwa 8—20 zunächst kleinen Schollen von unregelmäßiger Gestalt (Abb. 5). Sie wachsen heran, verschmelzen miteinander zu einem den Nucleolus umgebenden Ring (Abb. 5b), der mit fortschreitender Reife des Pollens allmählich wieder rückgebildet wird. Während die Ringsubstanz schwindet, lösen sich auch die noch vorhandenen Reste des Nucleolus auf (Abb. 5c).

Der generative Kern wächst während und nach der Telophase nur wenig heran und zeigt zunächst normale Ruhekernstruktur, allerdings mit sehr dicht gepacktem Chromatin. Er bleibt im Gegensatz zum vegetativen intensiv gefärbt. Nach einiger Zeit verschwindet sein Nucleolus, und die Chromosomen gehen in den bekannten prophasenähnlichen Zustand über. Danach wandert die generative Zelle auf den vegetativen Kern zu und legt sich ihm unter Längsstreckung ihres eigenen seitlich an (Abb. 5c). Dieser Zustand wird kurz vor der Reife erreicht.



a b c

Abb. 5a—c. *Bellevalia*, vegetativer Kern im Pollenkorn. a Beginnende Kondensation der Schollen. b Weiter fortgeschrittenes Stadium; die Schollen haben sich zu einem Ring zusammengeschlossen. c Reifer Pollen, Nucleolus und Schollen sind aufgelöst. a, b, 1000:1; c 1090:1

b) Agapanthus umbellatus. Auch bei *Agapanthus* zeigen die Kerne zwischen Meiosis und Pollenmitose keine Besonderheiten ihrer Struktur. Die Chromozentren liegen wie in den anderen Geweben im Euchromatin verteilt und erscheinen optisch homogen. Beim Eintritt in die Prophase liegt der Kern nicht wie bei *Bellevalia* nahe dem einen Ende des Pollenkorns, sondern etwa in der Mitte, und die Spindel wird nicht in seiner Längsachse, sondern senkrecht dazu ausgebildet. Während der im Anschluß an die Teilung ablaufenden Strukturveränderungen führen die beiden Tochterkerne gesetzmäßige Bewegungen durch, die sich ebenfalls von den bei *Bellevalia* gefundenen unterscheiden (Abb. 6). Struktur und Lage der Kerne sind charakteristisch für den jeweiligen Reifezustand des Pollens.

Die beiden aus der Telophase hervorgehenden Kerne liegen einander ungefähr in der Mitte gegenüber, der generative regelmäßig auf der geraden dorsalen Seite, der vegetative auf der stark gewölbten ventralen (Abb. 6a). In dieser Lage spielen sich die ersten Veränderungen ab. Der vegetative Kern nimmt sehr rasch an Volumen zu und weist am Ende der Telophase zunächst normale Struktur und Färbung auf. Nur

seine Chromozentren sind in kleinere Partikel zerlegt und weniger miteinander verschmolzen als in anderen Geweben. Dies dürfte durch einfaches Auseinanderweichen der entspiralisierten Chromosomen zustande gekommen sein, denen in dem vergrößerten Kern mehr Raum zur Verfügung steht. Bei weiterem Wachstum hellt sich das Euchromatin auf, und bald darauf beginnen die Chromozentren zu schwinden. Sie werden immer kleiner und kleiner, ohne jedoch dabei an Farbintensität zu verlieren, und vergehen schließlich ganz. Jetzt sind nur noch sehr schwach gefärbte Chromonemaschleifen von gleichmäßiger Dicke zu erkennen. Der nur wenig herangewachsene generative Kern behält seine in dem

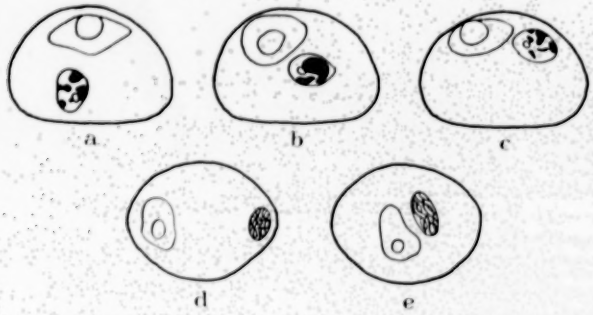
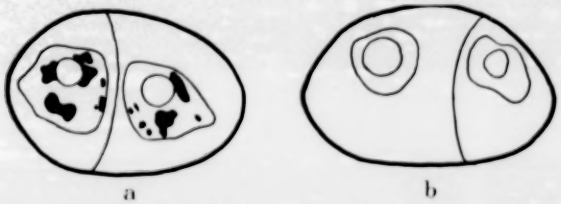


Abb. 6a—e. *Agapanthus*; Wanderung der beiden Kerne im reifenden Pollenkorn. 400:1

dicht gepackten und intensiv gefärbten Euchromatin liegenden Chromozentren während dieser Vorgänge vorläufig noch bei und wandert nach der Auflösung des Heterochromatins im vegetativen Kern auf die andere Seite (Abb. 6b, c). Danach rücken beide an die gegenüberliegenden Pole (Abb. 6d). In dieser Lage gehen weitere Umwandlungen vor sich, die beim vegetativen Kern schon vorher langsam einsetzten. Wie bei *Bellevalia* wird der Nucleolus abgebaut, indem heller und dunkler gefärbte Knospen erst einzeln, dann immer zahlreicher abgestoßen werden. — Im generativen Kern verschwindet ebenfalls der Nucleolus, wahrscheinlich durch Diffusion seines Inhaltes, da ähnliche Vorgänge wie die eben beschriebenen hier nicht gefunden wurden, und die Chromosomen nehmen prophasenähnliche Gestalt an. Danach wandern die beiden Kerne aufeinander zu, legen sich nebeneinander und bleiben meist etwa in Zellenmitte liegen (Abb. 6e). Im vegetativen Kern wird noch die Auflösung des Nucleolus bis auf geringe, manchmal erhalten bleibende Reste zu Ende geführt, so daß er im reifen Pollen fast vollkommen farblos ist und so dem vegetativen Kern von *Bellevalia* im entsprechenden Stadium gänzlich gleicht.

In dieser Weise vollzieht sich die normale Entwicklung. Daneben finden sich aber in einem ganz geringen Prozentsatz Pollenkörner mit abweichendem Verhalten, bei denen aus einer Teilung zwei Kerne

hervorgehen, deren Differenzierung etwa gleichartig und zunächst ebenso wie in einem normalen vegetativen Kern abläuft. Sie liegen stets nebeneinander in der Längsachse des Pollenkorns, entstammen also offenbar Mitosen mit einer gegenüber der Normallage um 90° veränderten Spindelanordnung (Abb. 7). Nach der Telophase wachsen sie unter Aufhellung des Euchromatins heran, erreichen aber nicht ganz die Größe von normalen vegetativen Kernen. Ihr Volumen ist proportional der sie umgebenden Plasmamenge. Ist die Teilung äqual abgelaufen, so sind beide etwa gleich groß, war sie inäqual, so ist der Kern der kleineren Zelle entsprechend kleiner als der der anderen. Die Rückbildung der Chromozentren ist erheblich verzögert, wird aber in beiden Kernen bis zu Ende



a b

Abb. 7 a u. b. *Agapanthus*; Pollenkörner mit gleichartig differenzierten Kernen. a vor, b nach Verschwinden des Heterochromatins. 650:1

geführt (Abb. 7 b). Die Wanderung zu den Polen, soweit sie noch stattfindet, verläuft auch hier entlang der stärker gewölbten Wand. Nach Erreichen der Zellenden oder auch schon vorher scheinen die Kerne zugrunde zu gehen, in späteren Entwicklungsstadien fanden sich neben normal entwickelten Pollenkörnern nur noch leere Exinen.

4. Die Struktur der Pollenschlauchkerne

Bei *Bellevalia* und *Agapanthus* laufen bis zur Pollenschlauchmitose keine bemerkenswerten Veränderungen mehr an den Kernen ab. Sie strecken sich bei der Auswanderung aus dem Pollenkorn gewöhnlich etwas in die Länge, der vegetative stärker als der generative, erreichen aber bei weitem nicht solche Ausmaße wie bei *Lilium*. Die bei dieser Pflanze vorgefundenen Verhältnisse weichen in mancherlei Hinsicht von denen der anderen beiden Pflanzen ab. Die Struktur des generativen Kernes im reifen, noch nicht gequollenen Pollen von *Lilium regale* entspricht etwa derjenigen, wie sie MARQUARDT (1941) für *Lilium thunbergianum* beschreibt. Die Chromozentren sind nicht mehr zu sehen, die Chromosomen liegen als dünne Fäden vor. Während jedoch bei *Lilium thunbergianum* die Chromosomen im reifen Pollen stets noch sehr feinfädig waren und erst im Verlauf der Quellung an Durchmesser zunahmen, kamen bei *Lilium regale* neben solchen Kernen mit feinfädigen überwiegend andere mit schon stärker spiralisierten Chromosomen vor.

Ungefähr eine Stunde nach dem Anquellen in der Petrischale beginnt die Keimung, und einige Zeit später treten die beiden Kerne in den Pollenschlauch über. Während ihrer Wanderung wachsen sie beträchtlich heran. Der generative Kern, der 3 Stunden nach dem Ankeimen etwa 20—45 μ mißt, kann bis zur späten Prophase Größen über 150 μ

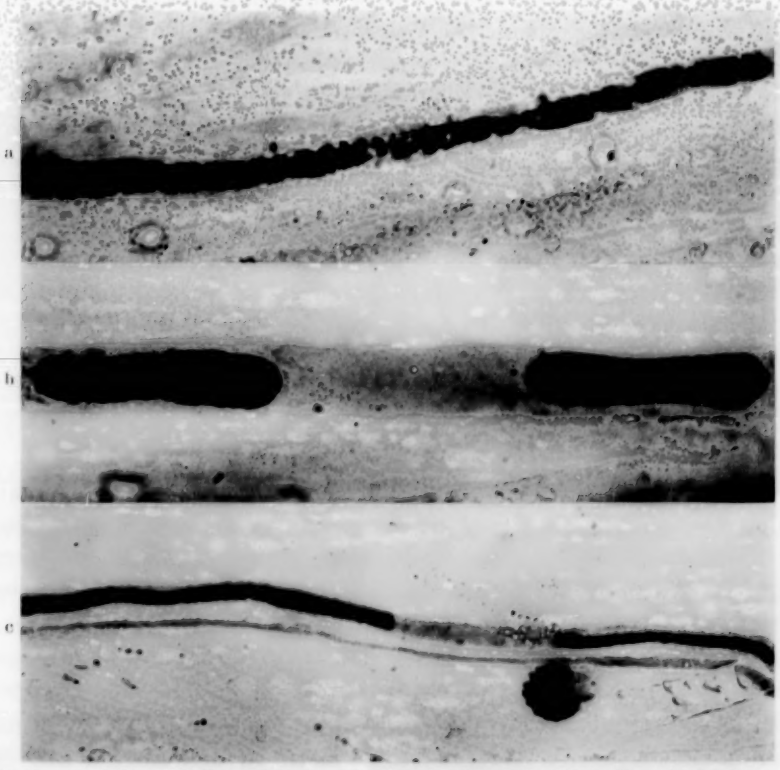


Abb. 8 a—c. *Lilium*, Pollenschläuche. a Langgestreckter generativer Kern in der Prophase. 700:1. b Die beiden Spermakerne kurz nach der Mitose, sie sind etwa gleich groß. 1000:1. c Die beiden Spermakerne längere Zeit nach der Mitose. Der hintere (links) hat sich stärker in die Länge gestreckt als der vordere. 450:1

erreichen (Abb. 8a). Im Gegensatz zu *Bellevalia* und *Agapanthus* sind Nucleolen häufig zu erkennen. Etwa 10—11 Stunden nach der Bestäubung wird die Metaphase erreicht. Nach dem Auseinanderweichen in der Anaphase kontrahieren sich die Chromosomen in zwei kurzen Telophasenkernen, um sich bald darauf unter Auflockerung wieder in die Länge zu strecken. In beiden Kernen werden dabei Nucleolen sichtbar. Die Telophase führt jedoch nicht wie in einer gewöhnlichen Mitose zu typischen Ruhekernen, sondern die Chromosomen bleiben in einem Zustand erhalten, der äußerlich dem der Prophase kurz vor der Metakinese gleicht, nur daß die Kerne wesentlich kürzer sind und auch

beide zusammen die Ausmaße des Prophasenkernes nicht mehr erreichen. Sie unterscheiden sich vorläufig auch untereinander nicht (Abb. 8b). Geringe Größendifferenzen kommen vor, jedoch ist einmal der vordere, einmal der hintere Kern länger als der andere. Im Verlauf der weiteren Entwicklung jedoch streckt sich der hintere Kern regelmäßig stärker als der vordere (Abb. 8c). Ob dies als Ausdruck einer inneren Differenzierung anzusehen ist, die darüber entscheidet, welcher der beiden Kerne in die Zygote eingeht und welcher sich an der Endospermbildung beteiligt, läßt sich nicht sagen, da die Befruchtung nicht mehr untersucht wurde.

Der vegetative Kern im reifen Pollen enthält im Gegensatz zu dem von *Agapanthus* noch seine Chromozentren. Im Pollenschlauch können sie in manchen Kernen alle, in anderen zum Teil verschwinden. Nach der Pollenkeimung erfährt der vegetative Kern wie der generative eine beträchtliche Volumzunahme, dicht über der Griffelbasis wurden Längen bis zu 224 μ gemessen.

5. *Telophasenkörperchen und andere Stoffwechselprodukte in Mitosis und Meiosis*

Während der Telophase fanden sich in Wurzelmeristemzellen, Pollenmutterzellen und Pollenkörnern kleine Körperchen im Plasma. Sie sollen hier in Anlehnung an Frankel (1937), der ähnliche Gebilde („telophase globules") während der Meiosis von *Fritillaria*-Arten beobachtete, als Telophasenkörperchen bezeichnet werden. Sie färben sich mit Carmin erst nach sehr langer Einwirkungsdauer an und bleiben daher bei den üblichen Kern- und Chromosomenuntersuchungen bei den hierfür geeigneten Färbegraden verborgen. In den Wurzelspitzen fanden sie sich bei *Bellevalia* und *Lilium* nur in wenigen Zellen, bei *Agapanthus* dagegen traten sie weitaus häufiger auf. Im einzelnen wurde ihr Verhalten im Wurzelmeristem deshalb nur bei dieser Pflanze untersucht. Da der Zeitpunkt ihres Auftretens aber bei allen drei Arten übereinstimmt, darf mit Sicherheit angenommen werden, daß es sich um homologe Stoffwechselprodukte handelt.

Die Telophasenkörperchen werden sichtbar in der späten Ana- oder frühen Telophase (Abb. 9). Während der Inter-, Pro- und Metaphase ist nichts von ihnen zu erkennen. In langgestreckten Zellen finden sie sich häufig bereits in der frühen Anaphase (Abb. 9d). Sie wachsen sehr schnell heran und verschwinden gewöhnlich noch vor dem Ende der Telophase wieder. Ihre Zahl schwankt zwischen 0 und ungefähr 50, ihr Durchmesser kann maximal etwa 3 μ erreichen. Ihre Zahl und mittlere Größe stehen in deutlicher Beziehung zur Plasmamenge. In plasmareichen Zellen sind sie besonders groß und häufig. In Zellen, die während der Telophase bereits die Vorbereitung einer folgenden inäqualen Mitose erkennen lassen, bei denen also die Hauptmenge des Plasmas nur auf

der einen Seite der Spindelfigur liegt, kondensieren sich die Teophasenkörperchen überwiegend oder ausschließlich in dieser Region (Abb. 9c). In der Telophase der folgenden inäqualen Teilung selbst sind sie dann in der kleineren Zelle in geringerer Konzentration vorhanden als in der

Abb. 9 a—d. *Agapanthus*. Zellen aus dem Wurzelspitzenmeristem mit Telophasenkörperchen. a Äquale Mitose mit gleichmäßiger Verteilung der Telophasenkörperchen in den beiden Zellhälften. b Inäquale Mitose mit einseitig gelagerten Telophasenkörperchen. c Einseitig gelagerte Telophasenkörperchen in einer äqualen Mitose, die einer inäqualen vorausgeht. d Langgestreckte Zelle mit Telophasenkörperchen an den Enden, ihre Zahl entsprechend der Plasmamenge verschieden. 600:1

größeren oder fehlen vollständig (Abb. 9b). Häufig nimmt ihre Zahl und Größe von den Kernen aus nach der Peripherie der Zellen hin zu. In langgestreckten Zellen treten sie überwiegend oder allein nahe den Enden auf. Im Phragmoplasten sind sie nur selten zu sehen, möglicherweise gelangen sie erst durch das Quetschen der Präparate hierher.

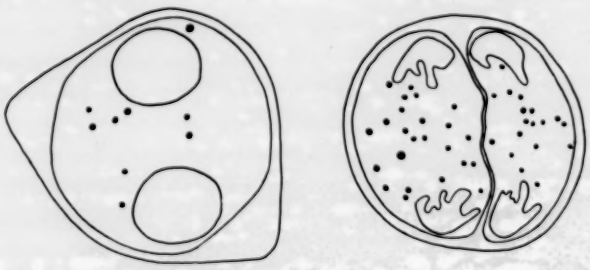
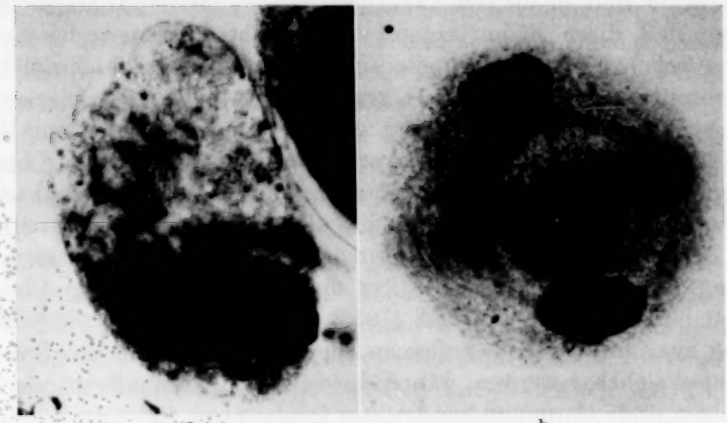


Abb. 10. *Bellevalia*; Telophasenkörperchen in der Telophase I und II der Meiosis. 740:1

In der Meiosis von *Bellevalia* und *Agapanthus* (die Pollenmutterzellen und der fertige Pollen von *Lilium* wurden nicht untersucht) entstehen ebenfalls während der späten Ana- oder frühen Telophase beider Teilungen solche Körperchen im Plasma (Abb. 10). Sie werden nach der ersten Teilung während der Prophase II wieder aufgelöst. Ihr Abbau erfolgt sehr rasch und offenbar gleichzeitig mit der Kerneröffnung. (Die Kernmembran war in den stark überfärbten Präparaten von *Agapanthus* deutlich sichtbar.) Nach der zweiten Teilung werden die Kügelchen bei *Bellevalia* während der Telophase oder kurz danach resorbiert, bei *Agapanthus* etwas später.

Auch während der Pollenmitose treten Telophasenkörperchen auf, bei *Bellevalia* (Abb. 11a) in großer Zahl, bei *Agapanthus* meist nur wenige oder überhaupt keine. In den Pollenzellen von *Bellevalia* sind sie um so größer, je näher sie der Teilungsfigur liegen; auch im Phragmoplasten liegen besonders große, sie verschwinden hier aber noch vor den anderen wieder. — Im Verlauf der Pollenschlauchmitose wurden bei keiner der drei Pflanzen Telophasenkörperchen gefunden.



a b

Abb. 11a u. b. a *Bellevalia*; Pollenkornmitose mit Telophasenkörperchen. 1850:1. b *Agapanthus*; Anhäufung von Telophasenkörperchen um ein in der Anaphase I der Meiosis liegengebliebenes Fragment. (Der helle Hof ist durch die Optik bedingt.) 850:1

In der Meiosis von *Agapanthus* treten noch andere sichtbare Stoffwechselprodukte auf. Gegen Ende des Diplotäns erscheinen zahlreiche kleine Kügelchen, die den Chromosomen anliegen oder durch kurze Fäden mit ihnen verbunden sind. Einige von ihnen wachsen während der Diakinese bis auf maximal 2,5 μ heran, andere verschwinden schon kurz nach ihrer Entstehung wieder. Es ließ sich nicht entscheiden, ob sie nur an bestimmten Chromosomen und Chromosomenorten entstehen, oder ob ihre Bildungsherde mehr oder weniger zufällig über das ganze Genom und die gesamte Länge der Chromosomen und deren Chromatinsorten verteilt sind, da bei der vorliegenden Fixierung die Bivalente nicht identifizierbar waren und keine Einzelheiten erkennen ließen. Für eine strenge Lokalisation der Kondensationszentren spricht die Tatsache, daß sich nicht selten auf den beiden gepaarten Chromosomen an genau gegenüberliegenden Stellen je ein solches Körperchen findet. Außerdem liegen manchmal auf ein- und demselben Chromosom zwei Kügelchen dicht nebeneinander, die an homologen Orten zweier Chromatiden entstanden sein können. — Beim Übergang der Diakinese zur Metakinese verschwinden die wenigen noch vorhandenen, ziemlich groß gewordenen Körperchen fast schlagartig. Bald danach, gewöhnlich aber erst in der frühen Anaphase, kondensieren sich im Plasma der Pollenmutterzellen erneut etwa 5—15 mit Eisencarmin intensiv färbbare, runde bis spindelförmige Körperchen, die auf eine Größe bis zu 2 μ heranwachsen. Sie entstehen noch vor den Telophasenkörperchen und lassen sich durch ihre dunkle Färbung deutlich von diesen unterscheiden. Sie verschwinden nach der ersten Teilung kurz vor den Telophasenkörperchen und erscheinen nochmals zwischen Ana- und Telophase II. Bei *Bellevalia* fehlen sie.

D. Diskussion

1. Die Kernstruktur

Die sichtbare Struktur des Euchromatins ist in den Ruhekernen der Wurzelspitzen bei allen drei Pflanzen gleich, das Heterochromatin dagegen zeigt Unterschiede in seinem Aufbau. Die Chromozentren von *Lilium* und *Bellevalia* sind optisch homogen, diejenigen von *Agapanthus* bestehen aus einem intensiv gefärbten Fadenwerk, dessen Elemente etwas dicker sind als die des Euchromatins. Es darf wohl angenommen werden, daß diese Fäden entspiralisierte Chromonemen der heterochromatischen Chromosomenteile sind. Damit unterscheiden sich die Chromozentren von *Agapanthus* grundsätzlich auch von denen vieler anderer Pflanzen. Denn seit den ersten Untersuchungen von HEITZ (1928, 1929, 1933) über das Heterochromatin betrachtet man Chromozentren in der Regel als Chromosomenabschnitte, die keine telophasische Rückbildung erfahren. Immerhin hat sich inzwischen zur Genüge gezeigt, daß das Heterochromatin durchaus nicht bei allen Pflanzen die gleichen Eigenschaften besitzt. So sind auch strukturierte Chromozentren längst bekannt. HEITZ (1933) fand solche bei *Vicia faba*, wo sie sich aus Chromomeren aufbauen, die allerdings nur in der Pro- und Telophase sichtbar werden, während sie im Ruhekern miteinander verschmolzen sind. Chromomerenstruktur fanden auch GEITLER (1938) und GRAFL (1939, 1940) bei *Sauromatum guttatum* in herangewachsenen Kernen gewisser ausdifferenzierter Gewebe, so z. B. im Appendix und der Spatha, ferner TSCHERMAK-WOESS u. HASITSCHKA (1953) in den durch Endomitose polyploid gewordenen Ruhekernen von *Urtica caudata*, in den diploiden Ruhekernen von *Stratiotes aloides* und während des mitotischen und endomitotischen Zerstäubungsstadiums einiger anderer Pflanzen. Bei *Sauromatum* scheinen in einigen Geweben ganz ähnliche Verhältnisse vorzuliegen wie bei *Agapanthus* in den Wurzelspitzen und Blättern. Nach GEITLER (1938) besitzt diese Art ebenfalls „Kappenkerne" (HEITZ 1933), und in den Interphasenkernen des Wurzelspitzenmeristems findet er neben verhältnismäßig kondensierten Chromozentren andere, die ein „ziemlich klumpiges Chromonema" aufweisen. Besonders deutlich prägt sich die Chromonemastruktur in den Ruhekernen der älteren Abschnitte des Meristems der *Sauromatum*-Wurzeln aus: „Die einzelnen Chromozentren oder Sammelchromozentren sind also im Grunde gleich gebaut wie der gesamte Kern etwa von *Tradescantia* (sog. reticulärer Typus)". — Chromomerenstruktur konnte bei *Agapanthus* nirgends festgestellt werden. Wo sich die Chromozentren nicht wie in den Wurzelspitzen und Blättern aus einem Fadenwerk aufbauten, erschienen sie kompakt. Es ist anzunehmen, daß die Chromonemen hier durch die Einwirkung des Fixiergemisches oder der Carmin-Essigsäurelösung miteinander verklebt waren.

Innerhalb einer Pflanze kommen zwischen den Kernen der einzelnen Gewebe nur geringfügige Differenzen vor. Abgesehen von den Siebröhren, die im ausdifferenzierten Zustand wie bei zahlreichen anderen Arten (ausführliche Literaturangaben bei RESCH 1954) kernlos sind, lassen sich bei *Bellevalia* und *Lilium* in den untersuchten Geweben der Stengel und Blätter überhaupt keine Unterschiede erkennen. Bei *Agapanthus* heben sich die Kerne der jungen Siebröhren, der Parenchymzellen im Zentralzylinder und die des Collenchyms von denen der anderen Gewebe ab. Sie zeigen — wenn auch in verschiedenem Ausmaß — alle die gleiche Veränderung, nämlich die Reduktion ihres Heterochromatingehaltes. Die Annahme liegt daher nahe, daß auch gleiche Ursachen für diese Struktur verantwortlich sind. Es ist bekannt, daß Zellen mit lebhafter Proteinsynthese eine Aufhellung ihres chromatischen Materials erfahren, wobei auch das Heterochromatin schwinden kann (CASPERSSON 1950, ALTMANN 1952, WOLL 1954a, b). Bei *Agapanthus* wird zwar im ausdifferenzierten Parenchym und Collenchym ein intensiver Eiweißaufbau nicht mehr stattfinden. Aber die Zellen dieser Gewebe zeichnen sich durch besondere Größe aus, und vermutlich hat vor oder während ihrer Streckung eine solche Synthese stattgefunden, die von einer irreversiblen Strukturveränderung begleitet war. — Auch die Differenzierung der vegetativen Kerne der Pollenkörner, die Volumvergrößerung, die Abnahme der Färbbarkeit und das Verhalten der Nucleolen, läßt sich im Zusammenhang mit dem lebhaften Plasmawachstum im reifenden Pollen verstehen.

Für die normale Entwicklung des generativen Kerns ist es offenbar notwendig, daß er in eine bestimmte Plasmaregion gelangt. Dies ist bei *Agapanthus* dann der Fall, wenn sich die Spindel der Mitose in der Mitte des Pollenkorns senkrecht zu seiner Längsachse einordnet. Liegt sie dagegen in der Längsachse selbst, so wandern die Chromosomen beider Tochterkerne während der Anaphase in dasjenige Plasma, das normalerweise in die vegetative Zelle einbezogen wird, und machen hier eine lagegemäße Entwicklung durch. Ähnliches beobachtete GEITLER (1935) bei *Gasteria* und SAX (1935) bei *Tradescantia* nach Einwirkung hoher und tiefer Temperaturen. GEITLER fand ferner bei *Liliaceen* und *Ericaceen*, daß die Anordnung der Spindel in der Pollenmitose und damit die Lage des generativen Kerns innerhalb einer Familie verschieden sein kann. Das gleiche zeigt sich bei den beiden nahe verwandten Gattungen *Bellevalia* und *Agapanthus*. Wenn solche Unterschiede auch im Pollen von miteinander kreuzbaren Arten oder Rassen vorkommen, so könnten sie die Ursache für eine mehr oder weniger hohe Pollensterilität der Bastarde abgeben. Denn funktionstüchtige generative Kerne können nur dann entstehen, wenn durch die Einorientierung der Spindel dafür gesorgt ist, daß die Chromosomen des einen Kerns in das „generativ",

die des anderen in das „vegetativ" determinierte Plasma gelangen. Voraussetzung hierfür ist aber, daß die in einem Pollenkorn vorhandenen beiden Faktoren oder Faktorenkomplexe, welche die Anordnung der Spindel und die Lokalisation des „generativen" Plasmas beeinflussen, nur von einer der Elternpflanzen stammen. Dies kann dann der Fall sein, wenn sie entweder im Plasma fixiert sind, oder wenn beide auf einem Chromosom liegen und kein crossing-over zwischen ihnen stattfindet. Liegen dagegen die Anlagen, welche für die Orientierung der Spindel verantwortlich sind, auf einem anderen Chromosom als diejenigen, welche die Lokalisation des Plasmas der generativen Zelle beeinflussen, oder werden sie durch crossing-over voneinander getrennt, so wird in einem Teil der Pollenkörner normale Kerndifferenzierung nicht möglich sein.

2. Die Telophasenkörperchen

Telophasenkörperchen („telophase globules") beobachtet FRANKEL (1937) in der Meiosis von *Fritillaria*-Arten, und CAPOOR (1937) beschreibt „small globules", die bei *Urginea indica* während der Telophase der ersten meiotischen Teilung und der ersten Mitose im Pollenkorn auftreten. HÅKANSSON u. LEVAN (1942) finden „extra-nuclear bodies" bei *Pisum*. Es muß sich trotz mancher geringfügiger Verschiedenheiten in allen diesen Fällen um die gleiche Erscheinung handeln, die auch bei den hier untersuchten Liliaceen gefunden wurde.

Wahrscheinlich stellen die Telophasenkörperchen Stoffwechselprodukte der Zelle dar, die in engem Zusammenhang mit dem Plasmawachstum stehen. Hierfür spricht einmal ihre erhöhte Konzentration in den größeren Zellen des Wurzelspitzenmeristems, in denen vermutlich die Plasmaproduktion besonders rege ist. Allerdings ist es auch denkbar, daß die extremen Zellgrößen lediglich auf eine Herabsetzung der Teilungsrate bei gleichbleibender Wachstumsintensität zurückzuführen sind. Deutlicher für die Beziehung zum Plasmawachstum spricht die Verteilung der Telophasenkörperchen bei inäqualen Zellteilungen, wo sie in der kleineren Zelle in geringerer Konzentration auftreten als in der größeren oder ganz fehlen.

Wenn ein solcher Zusammenhang mit dem Plasmawachstum tatsächlich besteht, so lassen sich an der Verteilung der Telophasenkörperchen auch die Orte erkennen, an denen wesentliche Prozesse der Plasmasynthese bevorzugt ablaufen. In den langgestreckten Zellen der Wurzelspitzen wären die Enden derartig ausgezeichnete Stellen.

Eine Kondensation sichtbarer Stoffe während der Telophase wird auch von anderen als den genannten Autoren beschrieben, allerdings für ein späteres Stadium und innerhalb des Kerns, nicht im Plasma. So findet DOUTRELIGNE (1933) in der beginnenden Telophase verschiedener

Pflanzen die Anhäufung einer Substanz entlang der Chromosomen, die sich später im Nucleolus ansammelt. McClintock (1934) beobachtet bei *Zea Mays* in den Telophasen der Meiosis kleine „nucleolar-like bodies", die sie für Anhäufungen von Matrixsubstanz hält. van Camp (1924) beschreibt bei *Clivia*, Dermen (1933) bei *Callisia* und *Paeonia*, Nandi (1937) für *Oryza sativa* kleine „nucleolar globules" bzw. „nucleolus like globules", die in der Telophase an den Chromosomen entstehen, und von denen van Camp und Dermen annehmen, daß sie durch Fusion den Nucleolus bilden, während Nandi der Meinung ist, daß sie zuerst aufgelöst werden und eventuell unter chemischer Veränderung in den Nucleolus eingehen.

In allen diesen Fällen kondensiert sich die Substanz zwar nicht frei im Plasma, sondern im Kern. Dennoch braucht hier kein grundsätzlicher Unterschied gegenüber den Telophasenkörperchen vorzuliegen, es kann sich um die gleichen Stoffwechselprodukte handeln, die nur zu verschiedenen Zeiten und an verschiedenem Ort sichtbar werden. Bei *Agapanthus* hatte sich in den Wurzelspitzen gezeigt, daß die Telophasenkörperchen in langgestreckten Zellen auffallend früh gebildet werden, nämlich schon in der beginnenden Anaphase. In anderen Zellen traten sie dagegen erst in der späten Ana- oder frühen Telophase auf, und in wieder anderen fehlten sie vollkommen. Auf Grund dieser Tatsachen ist folgende Erklärung möglich: Die Telophasenkörperchen bestehen aus einer Substanz, die beim Plasmawachstum verbraucht wird. Sie bildet sich entweder kontinuierlich während der Teilungs- und Ruhestadien des Kernes oder aber spätestens von der beginnenden Anaphase an, und zwar in um so größerer Menge, je stärker das Wachstum einer Zelle ist. Wenn dieses während der Kernteilung sistiert wird, häuft sie sich an und kondensiert sich nach Erreichen einer bestimmten Konzentration in Form der Telophasenkörperchen. Dies geschieht um so früher, je lebhafter das Wachstum einer Zelle und damit die Produktion dieses Stoffes ist. In Zellen mit geringer Wachstumsintensität entsteht er nur in niedriger Konzentration und bleibt unsichtbar. Da an der Bildung der Telophasenkörperchen die Chromosomen sehr wahrscheinlich wenigstens beteiligt sind, worauf neben dem streng periodischen Auftreten während der Kernteilung die Anhäufung in der Umgebung spontan entstandener Fragmente bei *Agapanthus* hindeutet (Abb. 11 b), ist Voraussetzung für ihre Entstehung, daß die von den Chromosomen gebildete Substanz ins Plasma gelangt. Wenn deren Diffusion aber nach Ausbildung der Kernmembran verhindert oder herabgesetzt ist, so wird sie sich im Kern in Form der von den verschiedenen Autoren beschriebenen Körperchen ansammeln.

Nach Håkansson u. Levan (1942) folgen Bildung und Auflösung der „extra-nuclear nucleoli" dem gleichen Rhythmus wie Entstehung und

Rückbildung der echten Nucleolen. Genau gesehen eilen jedoch, wenigstens bei den hier untersuchten Liliaceen, die Telophasenkörperchen den Nucleolen in ihrer Entwicklung etwas voraus, ihr erstes Erscheinen und wesentliches Wachstum erfolgt bereits zu einer Zeit, da die letzteren noch gar nicht zu sehen sind, danach findet höchstens noch eine geringe Größenzunahme statt, und während die Nucleolen noch wachsen, werden die im Plasma liegenden Kügelchen bereits wieder resorbiert. (Nach dem oben Gesagten zeigt ihr Abbau wahrscheinlich den Zeitpunkt an, zu dem das Plasmawachstum nach der Mitose wieder einsetzt.) Es hat also zunächst den Anschein, als liefen hier zwei verschiedene, voneinander unabhängige Prozesse ab. Andererseits lassen jedoch die Bedeutung der Plasmakörperchen für das Plasmawachstum, ihre Färbung mit Lichtgrün (HÅKANSSON u. LEVAN 1942) und die Auflösung bei der Kerneröffnung in der Prophase II der Meiosis eine enge Verwandtschaft zum Nucleolus annehmen. Da sich dieser außerdem kurz nach ihnen herauszubilden beginnt, worauf sie ihrerseits das Wachstum einstellen, liegt die Vermutung nahe, daß beide Gebilde nacheinander aus den gleichen Baustoffen entstehen, daß sich also das von HEITZ (1931) als n-Substanz bezeichnete Material vor Ausbildung der Kernmembran und zu einer Zeit, zu der das SAT-Chromosom vielleicht noch nicht in der Lage ist, einen Nucleolus zu bilden, im Plasma ansammelt und erst in der weiter fortgeschrittenen Phase in den Nucleolus eingeht, wobei gleichzeitig eine chemische Umwandlung in N-Substanz (HEITZ 1931) stattfindet, die in der etwas tieferen Färbung der Nucleolen gegenüber den Körperchen im Plasma zum Ausdruck kommt.

Da die Telophasenkörperchen in so weit voneinander entfernten Verwandtschaftskreisen wie den Liliaceen, Leguminosen, Gesneriaceen (EBERLE 1955) vorkommen, ist anzunehmen, daß es sich um eine im Pflanzenreich sehr verbreitete, wenn nicht sogar allgemeine Erscheinung handelt. Ein Vergleich ihrer Konzentration in homologen Geweben verschiedener Pflanzen ergibt auffallende Unterschiede. So fanden sie sich in den Pollenkörnern von *Agapanthus* nur in geringer Zahl oder gar nicht, bei *Bellevalia* dagegen in besonders großer Menge. Während der Meiosis traten sie bei den beiden Pflanzen und den von FRANKEL untersuchten *Fritillaria*-Arten in der Telophase I und II auf, bei *Pisum* nach HÅKANSSON u. LEVAN regelmäßig nur während der ersten Teilung. In den Wurzelspitzen von *Agapanthus* waren sie häufiger zu finden als bei *Bellevalia*, bei *Pisum* sollen sie hier nur vereinzelt oder gar nicht vorkommen und im Wurzelmeristem der *Fritillaria*-Arten gänzlich fehlen. Es darf angenommen werden, daß diese Differenzen durch verschiedene Intensität der am Auf- und Abbau beteiligten Prozesse zustande kommen und teils genetisch bedingt sein werden, worauf vor allem der Befund von HÅKANSSON u. LEVAN schließen läßt, nach dem bei einer bestimmten

Erbsenlinie die Zahl der Telophasenkörperchen besonders hoch war, teils aber auch auf modifikatorische Einflüsse zurückzuführen sind, was experimentell noch zu prüfen wäre[1]. Danach würde also auch das vollkommene Fehlen der Körperchen keinen qualitativen, sondern nur einen quantitativen Unterschied im mitotischen und meiotischen Stoffwechsel der Zellen bedeuten.

Zusammenfassung

Es wurde die Struktur der Zellkerne der drei Liliaceen *Bellevalia romana*, *Agapanthus umbellatus* und *Lilium regale* im Wurzelspitzenmeristem, in den Geweben der Stengel und Blätter, im Pollen und im Pollenschlauch untersucht. Außerdem wurden Entstehung und Rückbildung verschiedener Stoffwechselprodukte verfolgt, die in ihrem Auftreten an bestimmte Stadien der Kernteilung gebunden sind. Dabei ergab sich:

1. Die Interphasenkerne im Meristem der Wurzelspitzen sind bei *Bellevalia* bis auf die Trabantenchromozentren vollkommen euchromatisch, *Lilium* besitzt zahlreiche kleine, *Agapanthus* mehrere große Chromozentren. In den Interphasenkernen von *Bellevalia* und *Lilium* ist das Heterochromatin optisch homogen, bei *Agapanthus* sind die Sammelchromozentren wie das Euchromatin feinfädig strukturiert, sie bauen sich wahrscheinlich aus entspiralisierten heterochromatischen Chromonemen auf.

2. In den Stengeln und Blättern finden sich bei *Bellevalia* und *Lilium* die gleichen Kernstrukturen wie in den Wurzeln. Bei *Agapanthus* sind die Kerne der jungen Siebröhren und des Parenchyms im Zentralzylinder heterochromatinärmer, ebenso viele Kerne im Collenchym des Stengels. Die Epidermis- und Mesophyllzellen der Blätter enthalten strukturierte Chromozentren. In den anderen Geweben verkleben die Chromonemen wahrscheinlich bei Fixierung und Färbung, die Chromozentren erscheinen kompakt.

3. Die Siebröhren in den Stengeln der abgeblühten Pflanzen sind bei allen drei Arten kernlos.

4. Die vegetativen Kerne von *Bellevalia* und *Agapanthus* verlieren nach der Pollenkornmitose ihre Färbbarkeit, diejenigen von *Agapanthus* auch ihre Chromozentren. Die Nucleolen der vegetativen Kerne ent-

[1] Ein Hinweis auf die Abhängigkeit von Außenbedingungen ergibt sich aus der Beobachtung, daß die Zahl der in der Meiosis auftretenden Telophasenkörperchen bei *Bellevalia* verschieden war. Die Pflanzen befanden sich zur Zeit der Fixierungen im Frühbeet unter Glas, die Knospen wurden im Februar und März entnommen. Es ist anzunehmen, daß die Meiosis an verschiedenen Tagen mit verschiedener Geschwindigkeit ablief; denn die Pflanzen reagieren auch in ihrem vegetativen Wachstum sehr empfindlich auf die in diesen beiden Monaten oft erheblichen Temperaturunterschiede.

lassen ihren Inhalt in Form von kleinen Kügelchen und verschwinden auf diese Weise bis zur Pollenreife. Die Kügelchen werden im Kern resorbiert.

5. Die Richtung der Spindelachse während der Pollenkornmitose und die Bewegungen von vegetativem und generativem Kern stimmen bei *Bellevalia* und *Agapanthus* nicht überein. In einzelnen Pollenkörnern von *Agapanthus* mit desorientierter Teilungsspindel machen beide Kerne anfänglich die gleiche Differenzierung durch wie ein normaler vegetativer.

6. Die generativen und vegetativen Kerne in den Pollenschläuchen von *Lilium* zeichnen sich gegenüber denjenigen der beiden anderen Arten durch ihre außerordentliche Länge aus. Die beiden aus der Pollenschlauchmitose hervorgehenden Spermakerne sind zunächst etwa gleich groß, später streckt sich der hintere stärker in die Länge als der vordere.

7. Bei allen drei Arten treten während der Telophase in manchen Zellen des Wurzelspitzenmeristems, bei *Agapanthus* und *Bellevalia* auch im selben Stadium während der beiden meiotischen Teilungen und in der Pollenkornmitose (Meiosis und Pollenentwicklung von *Lilium* wurden nicht untersucht) kleine runde, als Telophasenkörperchen bezeichnete Gebilde im Plasma auf, die in enger Beziehung zum Plasmawachstum zu stehen scheinen. Bei *Agapanthus* kondensieren sich während der beiden Teilungen der Meiosis weitere kleine Körperchen im Plasma, die sich durch den Zeitpunkt ihrer Entstehung und Rückbildung sowie durch ihre dunklere Färbung deutlich von den Telophasenkörperchen unterscheiden.

Literatur

ALTMANN, H. W.: Über den Funktionsformwechsel des Kernes im exokrinen Gewebe des Pankreas. Z. Krebsforsch. **58**, 632—645 (1952). — CAMP, G. M. VAN: Le rôle du nucleole dans la caryocinèse somatique (Clivia miniata). Cellule **34**, 1—50 (1924). — CAPOOR, S. P.: Contribution to the morphology of some Indian Liliaceae. Beih. bot. Zbl. **56**, 156—170 (1937). — CASPERSSON, T. O.: Cell Growth and Cell Function. New York: W. W. Norton & Comp. 1950. — DARLINGTON, C. D.: Chromosome studies in the Scilleae. J. Genet. **16**, 237—251 (1926). — DERMEN, H.: Origin and behaviour of the nucleolus in plants. J. Arnold Arbor. **14**, 282—323 (1933). — DOUTRELIGNE, J.: Chromosomes et nucléoles dans les noyaux du type euchromocentrique. Cellule **42**, 31—100 (1933). — EBERLE, P.: Vergleichende Cytologie der Gesneriaceen unter besonderer Berücksichtigung der Morphologie der Pachytänchromosomen. Diss. Freiburg i. Br. 1955. — FRANKEL, O. H.: The nucleolar cycle in some species of Fritillaria. Cytologia **8**, 37—47 (1937). — GEITLER, L.: Beobachtungen über die erste Teilung im Pollenkorn der Angiospermen. Planta (Berl.) **24**, 361—386 (1935). — Über das Wachstum der Chromozentrenkerne und zweierlei Heterochromatin bei Blütenpflanzen. Z. Zellforsch. **28**, 133—153 (1938). — GRAFL, I.: Kernwachstum durch Chromosomenvermehrung als regelmäßiger Vorgang bei der pflanzlichen Gewebedifferenzierung. Chromosoma **1**, 265—275 (1939). — Cytologische Untersuchungen an Sauromatum guttatum. Österr. bot. Z. **89**, 81—118 (1940). — HÅKANSSON, A., and A. LEVAN: Nucleolar conditions in Pisum. Hereditas (Lund) **28**, 436—440 (1942). — HEITZ, E.: Das

Heterochromatin der Moose. I. Jb. wiss. Bot. **69**, 762—818 (1928). — Heterochromatin, Chromozentren, Chromomeren. Ber. dtsch. bot. Ges. **47**, 274—284 (1929). — Die Ursache der gesetzmäßigen Zahl, Lage, Form und Größe pflanzlicher Nucleolen. Planta (Berl.) **12**, 775—844 (1931). — Die Herkunft der Chromozentren. Planta (Berl.) **18**, 571—636 (1933). — Lorbeer, G.: Die Zytologie der Lebermoose mit besonderer Berücksichtigung allgemeiner Chromosomenfragen. I. Jb. wiss. Bot. **80**, 565—814 (1934). — Marquardt, H.: Untersuchungen über den Formwechsel der Chromosomen im generativen Kern des Pollens und Pollenschlauchs von Allium und Lilium. Planta (Berl.) **31**, 670—725 (1941). — McClintock, B.: The relation of a particular chromosome element to the development of the nucleoli in Zea Mays. Z. Zellforsch. **21**, 294—328 (1934). — Nandi, H. K.: Cytological investigations of Rice varieties. Cytologia **8**, 277—304 (1937). — Resch, A.: Beiträge zur Zytologie des Phloems. Planta (Berl.) **44**, 75—98 (1954). — Sax, K.: The effect of temperature on nuclear differentiation in microspore development. J. Arnold Arbor. **16**, 301—310 (1935). — Schmucker, Th.: Über den Einfluß der Borsäure auf Pflanzen, insbesondere keimende Pollenkörner. Planta (Berl.) **23**, 264—283 (1934). — Straub, J.: Polyploidieauslösung durch Temperaturwirkungen. Z. Bot. **34**, 385—481 (1939). — Tschermak-Woess, E., u. G. Hasitschka: Veränderungen der Kernstruktur während der Endomitose, rhythmisches Kernwachstum und verschiedenes Heterochromatin bei Angiospermen. Chromosoma **5**, 574—614 (1953). — Woll, E.: Beiträge zum Differenzierungsproblem an Hand der Zytologie von Pflanzengallen. Z. Bot. **42**, 1—29 (1954a). — Untersuchungen über die cytologische Differenzierung einiger Pflanzengallen. Planta (Berl.) **43**, 477—494 (1954b).

Dr. R. Lindemann, Freiburg i. Br., Botan. Institut der Universität, Schänzlestr. 9—11

Planta, Bd. 48, S. 24—46 (1956)

Aus dem Botanischen Institut der Ernst Moritz Arndt-Universität Greifswald

WACHSTUMSVERSUCHE MIT ISOLIERTEN WEIZEN-EMBRYONEN

Von

HELMUT AUGSTEN

Mit 8 Textabbildungen

(Eingegangen am 9. Juli 1956)

1. Einleitung

Untersuchungen über das Abhängigkeitsverhältnis des Gramineenembryos vom Endosperm und über das wachstums- und ernährungsphysiologische Verhalten isolierter Embryonen liegen bereits in großer Zahl vor. Zusammenfassend läßt sich sagen, daß sich aus trockenen Karyopsen isolierte, mit Mineralsalzen und löslichen Kohlenhydraten ernährte Embryonen rechtzeitig umgepflanzt zu fruchtenden, wenn auch schwächlichen Pflanzen entwickeln. Da durch mehrstündige Quellung der Karyopsen vor der Embryoexstirpation das Keimlingswachstum aber erheblich gesteigert wird, ist das Endosperm für das Wachstum des Embryos als bis zu einem gewissen Grade erforderlich zu bezeichnen. Doch sind auch Pflanzen aus vorgequollenen Embryonen gegenüber solchen aus Karyopsen stark zurückgeblieben und nicht ganz normal entwickelt. FIEDLER (1939) äußert zu diesem Problem der Embryokultur die Ansicht, „daß das Kulturmedium nicht alle zur Ernährung notwendigen Stoffe enthält oder aber, daß die durch das Herausschneiden sich eventuell bildenden Wundstoffe (Enzyme u. dgl.) toxisch bzw. wachstumshemmend wirken".

Untersuchungen der letzten Jahre hatten zum Ziel, durch Analyse des Wirkstoffbedarfs der isolierten Embryonen in das schon von FIEDLER erwähnte Problem tiefer einzudringen. Heteroauxin, Vitamin B_1, Nicotinsäureamid und Ascorbinsäure zeigten bei Zusatz zum Nährsubstrat so günstige Wirkungen, daß das Vorhandensein noch anderer Endospermsubstanzen mit entscheidender Bedeutung für das Embryowachstum kaum anzunehmen ist (vgl. z. B. VIRTANEN 1949, VIRTANEN und SAUBERT-v. HAUSEN 1949a und 1949b, und v. GUTTENBERG und WIEDOW 1952).

In der vorliegenden Arbeit wird die Anfangsentwicklung des isolierten Weizenembryos in Abhängigkeit vom Quellungsgrad vor der Exstirpation und von den zur Verfügung stehenden Nährstoffen untersucht. Als Kultursubstrat dienten neben einfacheren Nährmedien Stoffe aus arteigenen und artfremden Endospermen, die dem Embryo als Extrakt oder durch Transplantation zugeführt wurden.

Die Untersuchungen wurden ursprünglich als Diplomarbeit in Greifswald (1951/52) durchgeführt. Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. H. Borriss, danke ich für die Themenstellung und sein stetes förderndes Interesse. Die Ausarbeitung in der vorliegenden Form geschah am Botanischen Institut Potsdam.

2. Methodik

Als Versuchsobjekt dienten Embryonen von *Triticum sativum* Lam. „Sommerweizen Peko". Zur Desinfektion wurden die Karyopsen nach Borriss (1954/55 und 1956) in einer stets frisch hergestellten, 3%igen Hydramonlösung 30 min lang geschüttelt und anschließend mit sterilem, destillierten Wasser gründlich gespült. Die bei den einzelnen Versuchen verschieden lange, der Embryoexstirpation vorausgehende Quellung der desinfizierten Körner erfolgte in Aqua dest. auf Filtrierpapier in Petrischalen. Die Trennung des Embryos vom Endosperm wurde unter sterilen Bedingungen ausgeführt. Als Kulturgefäße dienten kurze, weitlumige Reagensgläser, die mit Zellstoffstopfen verschlossen wurden, als Kulturmedium 1%iger Agar. Da sich eine Reinigung des Agars mit fließendem Leitungswasser als unzweckmäßig erwies, wurde er 15 min in mehrmals gewechseltem, destilliertem Wasser gründlich ausgewaschen. Längeres Wässern war auf das Wachstum der Embryonen ohne Einfluß (vgl. Tabelle 1). Auch das anfangs durchgeführte Spülen der sterilisierten Karyopsen, der Kulturgefäße und des Agars mit Aqua bidest. statt mit Aqua dest. erwies sich als nicht notwendig. Als Lösungsmittel für den Agar bzw. für die Nährlösungen, die dem Agar zugesetzt wurden, diente — wenn nicht anders angegeben — doppelt destilliertes Wasser, obwohl vergleichende Untersuchungen zeigten, daß einfach destilliertes Wasser keine wesentlich anderen Ergebnisse liefert (vgl. Tabelle 1). Auf den in die Reagensgläser abgefüllten, sterilen Nährboden übertrugen wir die isolierten Embryonen unter sorgfältiger Beachtung der bakteriologischen Methodik und zwar so, daß sie mit dem Scutellum der Agaroberfläche auflagen.

Für jede Versuchsreihe wurden 60 Karyopsen desinfiziert. Da sich bei der Exstirpation Beschädigungen des Scutellums nicht immer vermeiden ließen, kam eine Versuchsreihe im Durchschnitt mit etwa 55 Embryonen zur Durchführung. Die Kultur erfolgte bei Zimmertemperatur, entweder im diffusen Tageslicht oder im Dunkelraum. Erreichten die Pflanzen den unteren Rand des Zellstoffstopfens, wurde dieser — um eine ungehinderte Weiterentwicklung unter sterilen Bedingungen zu gewährleisten — durch sterilisierte Watte ersetzt. Die Messungen der Koleoptil- bzw. Blatt- und Wurzellängen erfolgten jeden dritten Tag, die Auswertung der Ergebnisse wurde durch Berechnung des Mittelwertes und seines mittleren Fehlers vorgenommen[1]. Nicht gekeimte Embryonen blieben unberücksichtigt. Als gekeimt werden solche Embryonen bezeichnet, bei denen der Durchbruch der Radicula durch die Koleorrhiza erfolgt ist. Die von Mikroorganismen befallenen Keimlinge, deren Anzahl stets sehr gering war, wurden bei der Ermittlung der Durchschnittswerte ebenfalls nicht mit berücksichtigt.

Bei einigen Versuchsreihen wurde die Embryokultur nicht auf Agar, sondern ohne vorhergehende Desinfektion der Körner auf sterilisiertem Sand durchgeführt. Einzelheiten sind bei der Beschreibung der Versuche näher erläutert.

[1] Die in den folgenden Tabellen mitgeteilten Keimprozente beziehen sich stets auf die Ausgangsmenge von etwa 55 exstirpierten Embryonen bei jedem Einzelversuch. Die in den Tabellen (mit Ausnahme von Tabelle 4) angegebenen Mittelwerte für die Längenmessungen wurden jeweils aus derjenigen Anzahl von Keimlingen oder Pflanzen errechnet, die aus dem Kollektiv von 55 Embryonen hervorgegangen sind. Die Anzahl der Einzelmessungen betrug dabei etwa 30—50.

3. Einfluß der Agarwässerung und der Verwendung von Aqua dest. bzw. Aqua bidest.

Zur Prüfung, ob sich Verunreinigungen des Agars fördernd oder hemmend auf die Embryoentwicklung auswirken, wurde dieser vor der Verwendung flüchtig gespült, 15 min gründlich gewaschen oder 6 Std gewässert. Als Waschwasser diente Aqua dest., die während des 15 min langen Auswaschens mehrmals erneuert und während der 6stündigen Wässerung stündlich gewechselt wurde. Das Spülen der Karyopsen und Glasgeräte, sowie das Vorquellen der Körner und die Herstellung des 1%igen Agars erfolgte ebenfalls mit destilliertem Wasser. Die Kulturen wurden im diffusen Tageslicht gehalten.

Die Embryonen wuchsen auf flüchtig gespültem Agar etwas besser als auf 15 min oder 6 Std gewässertem, während sich auf den beiden letztgenannten Agarböden keine erheblichen Unterschiede zeigten. Auch die Keimfähigkeit der Embryonen ist auf gewässertem Agar herabgesetzt. Die Koleoptilen sind auf letzterem stets kleiner. Das Wurzelwachstum hingegen erfährt durch die Agarvorbehandlung keine nennenswerte Beeinflussung (vgl. Tabelle 1).

Die Keimung auf Agar (ohne Zusätze) war allgemein stark verzögert. Die Entwicklung erfolgte unabhängig von der Vorbehandlung des Agars sehr langsam und das Erscheinen der Koleoptile oft erst mehrere Tage nach Sichtbarwerden der Wurzel, deren täglicher Zuwachs häufig kaum festzustellen war. Die Wurzeln — es wurde nur die Hauptwurzel ausgebildet — waren anfangs weiß, färbten sich aber innerhalb weniger Tage grau, während die Koleoptilen ihre weiße Farbe beibehielten. Nach etwa 4 Wochen äußerte sich der Verfall der Keimlinge makroskopisch durch Schrumpfen der Koleoptilen.

Um festzustellen, ob sich Aqua dest. und Aqua bidest. in ihrer Wirkung auf die Embryonen unterscheiden, wurde als Kultursubstrat 15 min mit doppelt destilliertem Wasser ausgewaschener, in ebenfalls zweimal destilliertem Wasser gelöster Agar verwendet. Auch Spülen, Quellen usw. erfolgte mit Aqua bidest. Im Vergleich zu dem entsprechenden, mit einfach destilliertem Wasser ausgeführten Versuch ergaben sich keine wesentlichen Unterschiede (vgl. Tabelle 1).

Tabelle 1. *Einfluß der Agarwässerung und von Aqua dest. bzw. Aqua bidest. auf Keimung und Wachstum 6 Std vorgequollener Embryonen.* Agar mit Aqua dest. flüchtig gespült (a), 15 min gewässert (b), 6 Std gewässert (c); d = wie b, statt Aqua dest. Aqua bidest.

	a	b	c	d
Keimprozent	75	63	58	60
Anzahl der gekeimten Embryonen ohne Koleoptile in %[1]	60	81	80	84
Endlänge der Koleoptilen in mm	4,6 ± 0,62	2,8 ± 0,97	2,5 ± 0,50	2,7 ± 0,44
Endlänge der Wurzeln in mm .	4,3 ± 0,29	3,8 ± 0,27	3,9 ± 1,81	4,2 ± 0,19

[1] Bezogen auf die Gesamtzahl der gekeimten Embryonen.

4. Einfluß der Quellung vor der Exstirpation

a) Leitungswasseragar

6, 12, 24 und 48 Std vorgequollene Embryonen wurden auf Agar übertragen, der in Aqua dest. gewässert und in Leitungswasser zu 1% gelöst worden war. Die Kultur erfolgte im diffusen Tageslicht.

Die Keimfähigkeit der isolierten Embryonen war im Vergleich mit den Kontrollen (Karyopsen auf 1%igem, in Aqua bidest. gelöstem Agar) deutlich herabgesetzt (vgl. z. B. Tabelle 2), lag aber höher als bei Verwendung von Aqua dest. bzw. Aqua bidest. Eine Beziehung zwischen Keimprozent und Dauer der Vorquellung ließ sich nicht feststellen. Unter den gekeimten Embryonen befand sich eine beträchtliche Anzahl, bei der zwar die Wurzel sichtbar war, aber die Entwicklung der Koleoptile unterblieb. Nach 6- und 12stündiger Quellung fehlte bei etwa 30% der Embryonen die Koleoptile, nach 24stündiger Quellung unterblieb ihre Ausbildung bei 15% und nach 48 Std bei 5%. Diese Prozentsätze sind erheblich günstiger als die auf Aqua dest.- bzw. Aqua bidest.-Agar festgestellten.

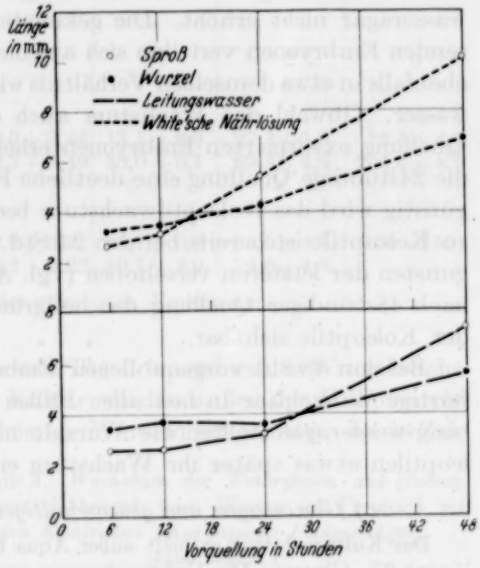


Abb. 1. Einfluß der Quellung vor der Exstirpation auf das Wachstum der Embryonen in Agarkultur. (Endlängen nach 12 Tagen)

Wie Abb. 1 zeigt, werden die Endlängen der Koleoptilen und Wurzeln durch die 6-, 12- oder 24stündige Vorquellung kaum beeinflußt. Eine nennenswerte Förderung wird erst bei 48 Std vorgequollenen Embryonen deutlich, und zwar sowohl hinsichtlich ihres Koleoptil- wie auch ihres Wurzelwachstums. Bei diesen Keimlingen werden im unteren Teil der Koleoptile die sich entwickelnden Primärblätter blaßgrün sichtbar, doch kommen sie nicht zum Durchbruch. Da die Koleoptilen eine stärkere Beeinflussung erfahren als die Wurzeln, wird bei ihnen das Verhältnis Wurzel zu Koleoptile zugunsten der letzteren verschoben.

Kürzere Zeit vorgequollene Embryonen bilden nur eine Wurzel aus. Nur nach 48stündiger Quellung erscheinen neben der Hauptwurzel zwei, in selteneren Fällen eine sproßbürtige Wurzel. Die in Abb. 1 angegebenen Wurzellängen sind in etwa 6—8 Tagen erreicht. Dann stellen die zunächst völlig weißen Wurzeln das Wachstum ein und verfärben sich

allmählich braun. Die ebenfalls weißen Koleoptilen wachsen einige Tage länger und bräunen sich meist erst viel später.

b) Nähragar nach WHITE

Das Kulturmedium wurde aus gewässertem Agar und der von WHITE modifizierten USPENSKI-Nährlösung[1] hergestellt. Zur Verwendung kamen Embryonen aus 6, 12, 24 und 48 Std gequollenen Karyopsen. Sie wurden im diffusen Tageslicht kultiviert.

Die Keimfähigkeit wurde im Vergleich zum Versuch mit Leitungswasseragar nicht erhöht. Die gekeimten, aber ohne Koleoptile wachsenden Embryonen verteilen sich auf die verschiedenen Quellungszeiten ebenfalls in etwa demselben Verhältnis wie bei Verwendung von Leitungswasser. Obwohl das Wachstum auch erst bei den nach 48stündiger Quellung exstirpierten Embryonen erheblich gesteigert wird, hat schon die 24stündige Quellung eine deutliche Förderung zur Folge. Besonders günstig wird das Koleoptilwachstum beeinflußt; das Verhältnis Wurzel zu Koleoptile ist bereits bei den 24 Std vorgequollenen Embryonen zugunsten der letzteren verschoben (vgl. Abb. 1), doch wird ebenfalls nur nach 48stündiger Quellung das hellgrüne Primärblatt im unteren Teil der Koleoptile sichtbar.

Bei den 48 Std vorgequollenen Embryonen kommt das erste sproßbürtige Wurzelpaar in fast allen Fällen zur Ausbildung. Wie auf Leitungswasseragar stellten die Wurzeln nach etwa 8 Tagen und die Koleoptilen etwas später ihr Wachstum ein.

c) Glucoseagar und glucosehaltiger Nähragar nach WHITE

Das Kultursubstrat enthielt außer Aqua bidest. bzw. der WHITEschen Nährlösung 2% Glucose. Die Untersuchungen wurden mit Embryonen durchgeführt, die aus 6 und 24 Std vorgequollenen Körnern isoliert worden waren. Die Kultur erfolgte im diffusen Tageslicht.

Wie Tabelle 2 zeigt, erfuhren die Embryonen durch die Glucose eine erhebliche Förderung. Das Keimprozent der mit Glucose versorgten Embryonen entspricht fast dem der Kontrollen (Karyopsen auf 1%igem, in Aqua bidest. gelöstem Agar). Abgesehen von einer Ausnahme, bei der der Embryo bei der Exstirpation wahrscheinlich verletzt worden war, wurden in allen Fällen normale Koleoptilen ausgebildet. Schon auf reinem Glucoseagar ist die Embryoentwicklung erheblich besser als auf den nur Mineralsalze enthaltenden Medien. Noch vorteilhafter wirkte sich die Gegenwart beider Faktoren auf das Embryowachstum aus. Unter diesen Bedingungen verhielten sich die 6 Std vorgequollenen Embryonen etwa wie die nach 24 Std isolierten.

[1] $Ca(NO_3)_2 \cdot 4\,H_2O$ . . 141,6 mg; $MgSO_4 \cdot 7\,H_2O$ . . . 73,8 mg; KNO_3 . . . . . 80,8 mg; KCl . . . . . 64,9 mg; KH_2PO_4 . . . . . 12,2 mg; $Fe_2(SO_4)_3$ . . . . . 3,3 mg; Aqua bidest. . . . . ad 1 Liter

Tabelle 2. *Einfluß verschiedener Nährstoffe auf Keimung und Wachstum 6 Std vorgequollener Embryonen in Agarkultur*

	Nährstoffe in 1%igem Agar				
	Leitungswasser	WHITEsche Nährlösung	2% Glucose, Aqua bidest.	2% Glucose, WHITEsche Nährlösung	Kontrolle (Karyopsen; Aqua bidest.)
Keimprozent	72	68	90	92	96
Anzahl der gekeimten Embryonen ohne Koleoptile in %[1] .	28	30	0	2	0
Länge der Sprosse in mm:					
6 Tage alt . . .	1,7 ± 0,24	2,0 ± 0,46	13,1 ± 0,9	27,3 ± 1,6	72,4 ± 4,8
12 Tage alt . . .	2,4 ± 0,38	2,5 ± 0,49	35,0 ± 0,1	59,2 ± 4,8	204,4 ± 8,9
Länge der Wurzeln in mm:					
6 Tage alt . . .	3,1 ± 0,16	2,9 ± 0,21	45,7 ± 0,9	55,0 ± 4,7	100—150
12 Tage alt . . .	3,4 ± 0,16	3,2 ± 0,23	80,1 ± 4,0	79,6 ± 4,5	

[1] Bezogen auf die Gesamtzahl der gekeimten Embryonen.

Die Glucose fördert in den ersten Tagen besonders das Wurzelwachstum. Schon nach 2—3tägiger Kultur werden außer der Hauptwurzel in fast allen Fällen zwei sproßbürtige Wurzeln ausgebildet, deren Zahl sich später noch vermehrt. Auf Glucoseagar sind die Wurzeln verhältnismäßig spärlich, bei gleichzeitiger Gegenwart der anorganischen Nährlösung etwas dünner, länger und zahlreicher. Die Sproßorgane erfahren durch die Glucose ebenfalls eine Förderung, doch sind sie in viel stärkerem Maße als die Wurzeln auch von der Gegenwart der Nährsalze abhängig. Obwohl die mit Mineralien und Glucose ernährten Embryonen sehr gutes Wachstum zeigten, blieben sie gegenüber den Kontrollen in ihrer Entwicklung immer noch erheblich zurück (vgl. Tabelle 2 und 3).

Tabelle 3. *Wachstum der Embryonen auf glucosehaltigem Nähragar nach* WHITE *im Vergleich mit den Kontrollen (Karyopsen; 1%iger Agar, Aqua bidest.)*

	Längen in mm	
	6 Std vorgequollene Embryonen	Kontrolle
Koleoptile	26 ± 0,9	53 ± 1,0
1. Blatt	52 ± 3,7	137 ± 4,8
2. Blatt	80 ± 6,3	169 ± 7,7
Sprosse nach 4 Wochen .	114 ± 5,9	283 ± 6,1
Wurzeln nach 4 Wochen .	118 ± 7,4	351 ± 21,4

Bei beiden Versuchsreihen (Glucoseagar und Glucoseagar + WHITEsche Nährlösung) waren Koleoptilen und Wurzeln zunächst weiß. Der Durchbruch des Primärblattes durch die Koleoptile erfolgte auf Glucoseagar 2—3 Tage später als bei den Pflanzen, die auf Mineralsalze und

Glucose enthaltendem Substrat wuchsen. Nach etwa 3 Wochen traten die ersten Mangelerscheinungen auf. Das Wachstum der Wurzeln kam zum Stillstand, das der Sprosse verlangsamte sich und die Blätter färbten sich gelb, um später an den Spitzen beginnend zu vertrocknen. Die Kontrollen zeigten schon einige Tage früher als die Embryonen die auf Wasser- und Nährstoffmangel zurückzuführenden Verfallserscheinungen.

5. Einfluß geringer Endospermreste

Um festzustellen, in welchem Ausmaße sich am Scutellum verbliebene Endospermreste auf die Entwicklung des isolierten, im Licht kultivierten Embryos auswirken, wurde das Wachstum aus ungequollenen Karyopsen exstirpierter Embryonen im Vergleich mit solchen verfolgt, die vom Endosperm isoliert, von anhaftenden Resten aber nicht sorgfältig gesäubert worden waren. Als Kulturgefäße dienten Reagensgläser, die gewaschenen, sterilisierten Sand enthielten. Die Befeuchtung erfolgte mit Leitungswasser oder KNOPscher Nährlösung. Jeder Versuch wurde mit 12 Embryonen durchgeführt. Als Kontrolle dienten mit Leitungswasser begossene Karyopsen.

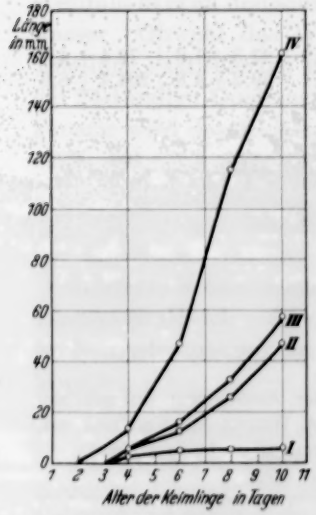


Abb. 2. Einfluß geringer Endospermreste auf das Wachstum trocken isolierter Embryonen in Sandkultur. *I* Embryo (Leitungswasser oder KNOPsche Nährlösung); *II* Embryo mit Endospermrest (Leitungswasser); *III* Embryo mit Endospermrest (KNOPsche Nährlösung); *IV* Kontrolle (Karyopsen; Leitungswasser)

Das Wachstum der endospermfreien Embryonen war gegenüber dem der Kontrollen besonders stark verzögert (vgl. Abb. 2). Die Koleoptilen waren weiß und erreichten eine Länge von etwa 6 mm. Eine gegenüber Leitungswasserbehandlung fördernde Wirkung der KNOPschen Nährlösung ließ sich nicht feststellen. Ein Vergleich mit Abb. 1 und Tabelle 1 und 2 zeigt, daß die Embryonen, obwohl aus trockenen Karyopsen isoliert, größere Endwerte erreichten als bei Agarkultur. Der Grund hierfür ist wohl weniger im Vorhandensein von wachstumsfördernden Substanzen im Sand bzw. von wachstumshemmenden Stoffen im Agar oder in der Möglichkeit zu erblicken, daß bei der Trockenisolierung Endospermreste am Scutellum haftenblieben. Wahrscheinlicher ist, daß die verschiedenen Kulturbedingungen für die Unterschiede verantwortlich sind. Beispielsweise berichten NIKLEWSKI und KRAUSE (1929) und NIKLEWSKI (1933), daß das Wurzelwachstum bei Agarkultur gefördert wird. FIEDLER (1936) aber konnte auf Quarzsand ein gegenüber Agar noch besseres Wachstum feststellen, das er auf die sehr gute Durchlüftung zurückführt. Durch die bevorzugte Wurzelausbildung ist die Voraussetzung für ein besseres Wachstum auch der ober-

irdischen Organe gegeben. Auch die Licht- und Temperaturverhältnisse dieser Versuchsreihe entsprachen denen der Agarkulturen nicht völlig.

Durch am Scutellum belassene Endospermreste wurde das Wachstum der Keimlinge sehr stark gefördert. Im Gegensatz zu den endospermlosen Embryonen hatte das Begießen mit Knopscher Nährlösung statt mit Leitungswasser eine weitere Wachstumsbeschleunigung zur Folge. Trotzdem blieben die Keimlinge in ihrem Wachstum erheblich hinter den nur mit Leitungswasser behandelten Kontrollen zurück (vgl. Abb. 2). Eine entsprechende Beziehung zeigten auch die Koleoptillängen beim Primärblattdurchbruch (vgl. Abb. 3).

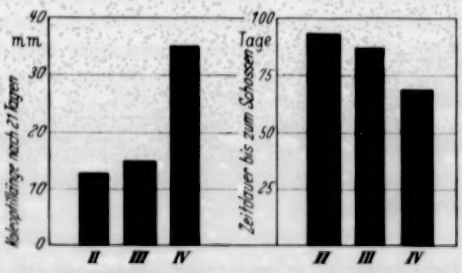


Abb. 3. Einfluß geringer Endospermreste auf das Wachstum trocken isolierter Embryonen in Sand- bzw. Freilandkultur. *II* Embryo mit Endospermrest (Leitungswasser); *III* Embryo mit Endospermrest (Knopsche Nährlösung); *IV* Kontrolle (Karyopsen; Leitungswasser)

Die weitere Entwicklung der pikierten, im Freiland kultivierten Pflanzen wird durch die Werte in Tabelle 4 charakterisiert. Die Embryonen gingen nach 2—3 Wochen zugrunde, während die mit wenig Endosperm ernährten Keimlinge zu fruchtenden, gegenüber den Kontrollen aber stark zurückgebliebenen Pflanzen heranwuchsen. Das erste Blatt durchbrach beispielsweise bei den Versuchspflanzen die Koleoptile etwas später als bei den Kontrollen, die Bestockung setzte später ein als bei den Kontrollpflanzen, ebenso das Schossen (vgl. Abb. 3), Ährenschieben, Blühen und Fruchten. Auf die Zahl, Länge und Breite der Blätter sowie die Stärke der Bestockung übte die verschiedene dem

Tabelle 4. *Einfluß geringer Endospermreste auf das Wachstum trocken isolierter Embryonen.* Sproßlänge verschieden alter Pflanzen in Sand- bzw. Freilandkultur in Millimeter, Mittelwerte aus jeweils 12 Messungen

	Alter der Pflanzen in Wochen						
	2	4	6	8	10	12	14
Embryo (Leitungswasser)	6,2 ± 0,95	—	—	—	—	—	—
Embryo (Knopsche Nährlösung)	6,4 ± 0,64	—	—	—	—	—	—
Embryo mit Endospermrest (Leitungswasser)	70 ± 1,6	159 ± 11,1	329 ± 19,8	389 ± 22,7	423 ± 20,9	437 ± 31,2	629 ± 12,1
Embryo mit Endospermrest (Knopsche Nährlösung)	96 ± 4,7	172 ± 19,3	348 ± 27,4	416 ± 31,3	472 ± 28,3	496 ± 30,2	648 ± 30,2
Kontrolle (Karyopsen; Leitungswasser)	221 ± 9,3	341 ± 5,6	476 ± 21,2	532 ± 22,9	632 ± 24,4	691 ± 30,3	717 ± 28,4

Embryo zur Verfügung stehende Endospermmenge keinen Einfluß aus. Die bei einem Teil der Versuchspflanzen anfangs durchgeführte Behandlung mit KNOPscher Nährlösung statt mit Leitungswasser hatte für die gesamte Vegetationsperiode einen Entwicklungsvorsprung zur Folge.

6. Einfluß arteigener Endospermextrakte

a) Wirkung verschieden hergestellter Endospermextrakte

50 Karyopsen (*Triticum sativum* LAM. „Sommerweizen Peko") wurden nach Entfernung ihrer Embryonen in einem Mörser möglichst fein zerkleinert. Das Auslaugen des gemahlenen, mit 100 ml Aqua bidest. versetzten Endosperms erfolgte unter öfterem Umschütteln, und zwar 48 Std lang bei 20° C (Methode a) oder bei 50° C (Methode b) oder durch 30 min langes Kochen (Methode c). Dann wurden die Suspensionen mit Aqua bidest. auf ihr ursprüngliches Volumen aufgefüllt und nach dem vorsichtigen Dekantieren im Verhältnis 3:7 verdünnt. Diese Lösung diente zur Herstellung des 1%igen Agars, auf den aus 6 Std vorgequollenen Karyopsen exstirpierte Embryonen übertragen wurden. Die Kultur erfolgte im diffusen Tageslicht.

Eine Förderung des Embryowachstums war bei jeder Versuchsreihe festzustellen. Am besten wirkte der durch Kochen, am schwächsten der durch Auslaugen bei 20° C hergestellte Extrakt. Tabelle 5 zeigt die Ergebnisse im Vergleich zu den nur mit Aqua bidest. versorgten Embryonen. Eine deutliche Erhöhung der Keimfähigkeit erfolgte nur bei Verwendung des durch Kochen gewonnenen Extraktes; die Keimprozente der mit 2% Glucose ernährten Embryonen und die der Karyopsen werden aber — wie ein Vergleich mit Tabelle 2 zeigt — auch in diesem Falle nicht erreicht. Wesentlich gefördert ist auch die Ausbildung der Koleoptile und die Keimlingshöhe, wobei der nach Methode c hergestellte Extrakt ebenfalls optimal wirkte. Bei Kultivierung auf Extraktagar nach Methode a und b fehlte eine sichtbare Primärblattentwicklung; auf dem durch Kochen gewonnenen Extrakt hingegen kam es bei 88% der Keimlinge zum Durchbruch des ersten Blattes. Die Koleoptilen

Tabelle 5. *Einfluß verschiedener Weizenendospermextrakte auf Keimung und Wachstum 6 Std vorgequollener Embryonen in Agarkultur*

	Extraktagar nach Methode			Kontrolle (1%iger Agar, Aqua bidest.)
	a	b	c	
Keimprozent	61	65	84	60
Anzahl der gekeimten Embryonen ohne Koleoptile in %[1]	18	4	0	84
Endlänge der Sprosse in mm . .	4,5 ± 0,65	8,0 ± 0,46	34,5 ± 1,60	2,7 ± 0,44
Endlänge der Wurzeln in mm . .	3,5 ± 0,32	11,0 ± 0,73	23,2 ± 4,34	4,2 ± 0,19

[1] Bezogen auf die Gesamtzahl der gekeimten Embryonen.

mit einer durchschnittlichen Länge von 16,6 mm waren wesentlich kleiner als bei den mit Mineralsalzen und Glucose ernährten Embryonen (vgl. Tabelle 3).

Auf das Wachstum der Wurzeln wirkten die Extrakte überhaupt nicht oder nur schwach fördernd (vgl. Tabelle 5). Auf Extraktagar nach Methode a kam nur die Hauptwurzel zur Ausbildung, während auf nach Methode b hergestelltem Substrat meistens 3, seltener 2 Wurzeln entwickelt wurden. Auf diesen beiden Medien unterschieden sich die Längen der Einzelwurzeln nur unwesentlich. Die auf dem durch Kochen gewonnenen Extrakt wachsenden Embryonen bildeten ebenfalls ein sproßbürtiges Wurzelpaar aus. Die Wurzeln waren etwas länger als bei den erstgenannten Extrakten, im Verhältnis zu den oberirdischen Organen aber am meisten in ihrem Wachstum zurückgeblieben. Die Wurzeln aller auf Extraktagar kultivierten Keimlinge zeigten eine, wenn auch zum Teil nur geringfügige Zunahme ihres Durchmessers.

Auf Extraktagar nach Methode a und b stellten Koleoptilen und Wurzeln nach etwa 12 Tagen ihr Wachstum ein. Die Wurzeln verfärbten sich häufig schon in der ersten Woche bräunlich und bald darauf braun, während sich die Koleoptilen erst mehrere Tage nach Erreichen ihrer Endlänge bräunten. Bei den Embryonen, die mit nach Methode c gewonnenem Extrakt ernährt wurden, kam das Wachstum der Primärblätter nach 3—4 Wochen zum Stillstand. Die Wurzeln, die sich sehr bald braun färbten, wuchsen schon nach 9 Tagen in den allermeisten Fällen nicht mehr. Nach Abschluß des Wachstums der zuerst angelegten Wurzeln kamen meist sproßbürtige, aber höchstens 4 mm lange Wurzeln zur Ausbildung.

b) Extrakt und Glucose

Um zu prüfen, wieweit die durch den Endospermextrakt bedingte Wachstumsförderung ein Zuckereffekt ist, wurden 6 Std vorgequollene Embryonen auf Nähragar übertragen, der außer Endospermextrakt nach Methode c 2% Glucose enthielt. Als Kontrolle diente 2%iger Glucoseagar.

Bei Lichtkultur keimten auf Glucoseagar 90% der Embryonen, bei gleichzeitiger Gegenwart des Extraktes nur 82%. Das Keimprozent auf Glucoseagar entspricht also dem auf Whiteschen Glucosenähragar festgestellten (vgl. Tabelle 2), während die Keimfähigkeit auf Extrakt-Glucoseagar mit dem Keimprozent auf Extraktagar vergleichbar ist (vgl. Tabelle 5). Zur Ausbildung der Koleoptile kam es in allen Fällen, doch war das Wachstum der Sprosse bei Extraktzusatz etwas besser als auf reinem Glucoseagar (vgl. Abb. 4). Die Länge der Koleoptile wurde durch den Extrakt nicht beeinflußt; sie betrug auf Glucoseagar im Durchschnitt 24,7 mm, bei Extraktzusatz 24,8 mm. Das erste Blatt trat auf Extrakt-Glucoseagar 1—2 Tage früher aus der Koleoptile hervor. Während sich das Primärblatt schon verfärbte, um später zu

vertrocknen, erfolgte bei vielen Keimlingen beider Versuchsreihen die kümmerliche Ausbildung eines zweiten und bei einigen auch die eines dritten Blattes.

Über das Verhalten der Wurzeln gibt ebenfalls Abb. 4 Aufschluß. Auf Glucoseagar wuchsen die Wurzeln sehr gut. Bereits nach 3tägiger Kultur waren außer der Hauptwurzel zwei sproßbürtige Wurzeln vorhanden. Später entwickelten sich neben Seitenwurzeln weitere sproßbürtige Wurzeln. Nach etwa 14 Tagen kam das Wachstum allmählich zum Stillstand, ohne daß die Wurzeln ihr weißes Aussehen verloren. Auf Extrakt-Glucoseagar wuchsen sie von vornherein langsamer. Nach 9tägiger Kultur nahm das Wachstum stark ab und nach 12 Tagen ließ sich überhaupt kein Zuwachs mehr feststellen. Die Wurzeln waren im Vergleich mit denen der Kontrolle kräftiger und dicker, die spärlichen Seitenwurzeln an den Hauptwurzeln zeigten eine sehr unregelmäßige Verteilung. Nach Wachstumsstillstand kamen an den Wurzelenden charakteristische, bäumchenartige Verzweigungen zur Ausbildung, indem an diesen Stellen in besonders reichem Maße kurze Nebenwurzeln entwickelt wurden, die sich ihrerseits reich verzweigten und teilweise miteinander verwuchsen. Die ebenfalls reichlich angelegten sproßbürtigen Wurzeln waren 3—4 mm lang. Nach dieser Periode der Wachstumshemmung bildeten die meisten Keimlinge 1—2 sproßbürtige Wurzeln aus, die wesentlich länger wurden und dünner und zarter waren als die gehemmten Wurzeln und sich von den auf Glucoseagar kultivierten nur durch ein teilweise schnelleres Wachstum unterschieden. Gelegentlich nahm die nachträgliche Vergrößerung des Wurzelsystems auch von den charakteristischen Verzweigungen der gehemmten Wurzelenden ihren Ausgang, indem bei ein oder mehreren kleinen Nebenwurzeln erneut normales Wachstum einsetzte, das erst nach etwa 14 Tagen wieder zum Stillstand kam.

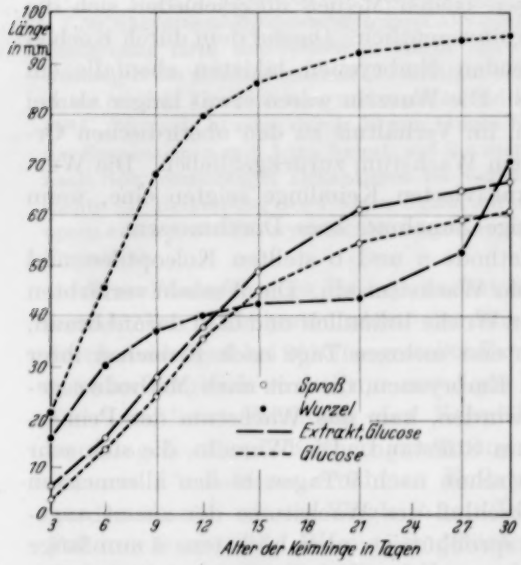


Abb. 4. Einfluß von Weizenendospermextrakt und 2 % Glucose auf das Wachstum 6 Std vorgequollener Embryonen in Agarkultur

Diese beiden Versuchsreihen wurden im Dunkeln wiederholt. Tabelle 6 zeigt, daß die Keimfähigkeit bei den Licht- und Dunkelkulturen

etwa 80% beträgt und nur auf Glucoseagar im Licht 10% höher liegt. Die Koleoptilen waren beim Durchtritt des Primärblattes im Licht gleich lang, gegenüber den Dunkelexemplaren aber erheblich kleiner. Bei letzteren wirkte sich auch das Kultursubstrat auf die Koleoptillänge aus. Während bei Lichtkultur das Sproßwachstum auf Extrakt-Glucoseagar gegenüber den auf Glucoseagar wachsenden Keimlingen schwach gefördert wurde, erfuhren die im Dunkeln auf Extrakt-Glucoseagar wachsenden Exemplare eine leichte Hemmung; die Pflanzen auf Glucoseagar waren bei Licht- und Dunkelkultur gleich lang (vgl. Abb. 5). Neben dem ersten Blatt wurde bei allen Versuchsreihen häufig auch das zweite und seltener das dritte Blatt ausgebildet.

Tabelle 6. *Einfluß von Weizenendospermextrakt und 2% Glucose auf Keimung und maximale Koleoptillänge 6 Std vorgequollener Embryonen in Agarkultur*

Kulturbedingungen		Keimprozent	Koleoptillänge in mm
Licht:	Extrakt + Glucose	82	24,8 ± 2,6
	Glucose	90	24,7 ± 0,9
Dunkel:	Extrakt + Glucose	83	30,8 ± 1,1
	Glucose	80	37,0 ± 1,3

Die Wurzeln zeigten ein anderes Verhalten, indem auf Extrakt-Glucoseagar bei Licht- und Dunkelkultur das gleiche Wachstum zu verzeichnen war, während die Wurzeln bei reiner Glucoseernährung im Licht erheblich besser wuchsen (vgl. Abb. 5). Diese Wachstumsunterschiede der Licht- und Dunkelversuche waren anfangs noch nicht festzustellen; erst nach etwa 8tägiger Kultur kam das Wachstum der Dunkelkulturen — abgesehen von der nachträglichen Bildung einiger kleiner sproßbürtiger Wurzeln — zum Stillstand, während die Wurzeln der im Licht gehaltenen Embryonen noch längere Zeit weiterwuchsen (vgl. Abb. 4).

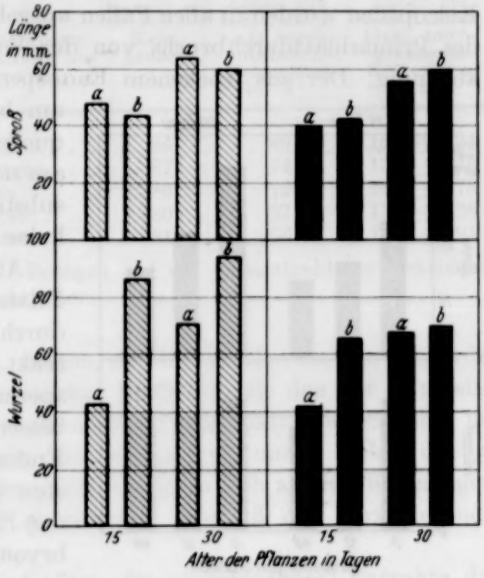


Abb. 5. Einfluß von Weizenendospermextrakt und 2% Glucose auf das Wachstum 6 Std vorgequollener Embryonen in Agarkultur. *a* Extrakt + Glucose; *b* Glucose; schraffiert = Licht; schwarz = Dunkel

c) Extrakt aus vorgequollenen Endospermen

Zur näheren Charakterisierung der wirksamen Endospermsubstanzen wurden die Karyopsen vor der Extraktion 12 oder 48 Std in Petrischalen auf feuchtes Filtrierpapier ausgelegt. Die auf den nach Methode c hergestellten Extraktagar übertragenen Embryonen waren aus 6 Std vorgequollenen Karyopsen isoliert worden. Die Kultur erfolgte im diffusen Tageslicht.

Tabelle 7. *Einfluß von Extrakten aus gequollenen Weizenendospermen auf Keimung und Wachstum 6 Std vorgequollener Embryonen in Agarkultur*

Vorquellung des Endosperms in Stunden	Keimprozent	Anzahl der vom Primärblatt durchbrochenen Koleoptilen in %[1]	Länge der vom Primärblatt durchbrochenen Koleoptilen in mm
0	84	88	16,6 ± 0,34
12	84	70	15,0 ± 0,61
48	86	42	16,2 ± 1,20

[1] Bezogen auf die Gesamtzahl der gekeimten Embryonen.

Wie aus Tabelle 7 zu ersehen ist, bleibt durch die Vorquellung der für die Extraktion vorgesehenen Endosperme die Keimfähigkeit der Embryonen unbeeinflußt. Koleoptilen wurden in allen Fällen ausgebildet, doch war die Häufigkeit des Primärblattdurchbruchs von der Vorbehandlung der Endosperme abhängig. Der aus trockenem Endosperm gewonnene Extrakt wirkte am besten, der aus 48 Std vorgequollenem Endosperm hergestellte am schlechtesten. Zwischen Kultursubstrat und Koleoptillänge bestand keine entsprechende Beziehung.

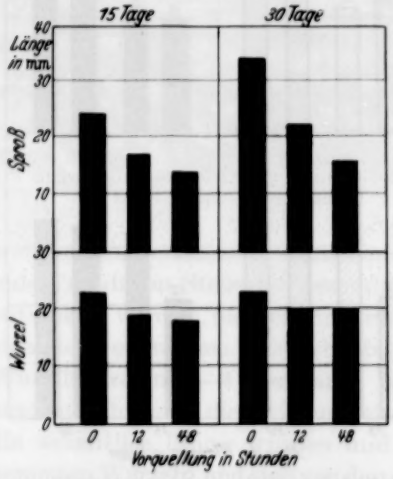


Abb. 6. Einfluß von Extrakten aus gequollenen Weizenendospermen auf das Wachstum 6 Std vorgequollener Embryonen in Agarkultur

Abb. 6 zeigt die Sproßlänge der Pflanzen, bei denen der Primärblattdurchbruch erfolgt war. Die mit Extrakt aus 12 Std gequollenem Endosperm versorgten Keimlinge wuchsen besser als die mit 48 Std gequollenem Endosperm ernährten. Am günstigsten wirkte der Extrakt aus trockenen Endospermen. Wurden die Embryonen auf Extraktagar aus 48 Std vorgequollenen Endospermen kultiviert, war das Wachstum schon nach 15 Tagen im wesentlichen abgeschlossen, während es bei den anderen Versuchsreihen erst nach etwa 3 Wochen zum Stillstand kam. Erfolgte kein Primärblattdurchbruch, gingen die Keimlinge schon früher zugrunde.

Das Wurzelwachstum ist im wesentlichen nach 15 Tagen beendet (vgl. Abb. 6). Bei Ernährung der Keimlinge mit Extrakt aus nicht

gequollenen Endospermen waren die Wurzeln am längsten, obwohl schon nach 9 Tagen kein Zuwachs mehr festzustellen war. Bei den anderen Versuchsreihen ließ sich teilweise noch nach 3 Wochen geringes Wachstum beobachten. Stets wurden neben der Hauptwurzel und dem zuerst angelegten sproßbürtigen Wurzelpaar sehr klein bleibende, sproßbürtige Wurzeln ausgebildet. Die stets etwas verdickten Wurzeln bräunten sich bei Kultur auf Extrakt aus trockenen oder 12 Std vorgequollenen Endospermen innerhalb der ersten 14 Tage, auf Extraktagar aus 48 Std vorgequollenen Endospermen erst nach etwa 3—4 Wochen.

7. Einfluß artfremder Endosperme

Die nach 6stündiger Vorquellung isolierten, im diffusen Tageslicht kultivierten Weizenembryonen wurden mit Extrakten aus trockenen Endospermen von *Secale cereale* L. „Winterroggen Deutscher Ring", *Zea mays* L. „Braunes Schindelmeiser Elite", *Hordeum vulgare* L. „Wintergerste Rekord Elite" und *Avena sativa* L. „Lembkes Baldur" ernährt. Die Extraktion erfolgte nach Methode c, und zwar mit jeweils 50 Roggen-, Gerste- oder Haferendospermen. Der Maisextrakt wurde aus 8 Endospermen hergestellt, die gewichtsmäßig 50 anderen Gramineen-Endospermen etwa entsprachen.

Tabelle 8. *Einfluß artfremder Endospermextrakte auf Keimung und Wachstum 6 Std vorgequollener Embryonen in Agarkultur*

Endospermextrakt aus	Keimprozent	Anzahl der vom Primärblatt durchbrochenen Koleoptilen in % [1]	Länge der vom Primärblatt durchbrochenen Koleoptilen in mm
Weizen . .	84	88	16,6 ± 0,34
Roggen . .	87	74	13,4 ± 0,45
Mais . . .	86	72	18,2 ± 0,78
Gerste . . .	80	57	13,5 ± 1,26
Hafer . . .	81	56	13,0 ± 0,91

[1] Bezogen auf die Gesamtzahl der gekeimten Embryonen.

Die artfremden Extrakte wirkten auf die Weizenembryonen in der gleichen Weise wie der arteigene Endospermextrakt, indem sie das Wachstum der oberirdischen Keimlingsorgane stets stärker förderten als das der Wurzeln. Letztere wuchsen zwar besser als ohne Extraktzusatz, waren aber im Vergleich mit dem Sproß mehr oder weniger gehemmt. Neben diesem allen Extrakten zukommenden Effekt zeigten sich an den Keimlingen Unterschiede, die auf einen spezifischen Einfluß der verschiedenen Endosperme schließen lassen.

Wie Tabelle 8 zeigt, beeinflußten die verschiedenen Extrakte die Keimfähigkeit der Embryonen nicht wesentlich. Koleoptilen wurden von allen Keimen ausgebildet, doch erfolgte der Durchtritt des Primärblattes auf Roggen- und Maisextrakt zwischen dem 10. und 14. Tag und auf Gerste- und Haferextrakt meist erst nach 2 Wochen, während bei den mit arteigenem Extrakt ernährten Keimlingen das erste Blatt schon am 9. Tage sichtbar war. Auch auf die Zahl der vom Primärblatt durchbrochenen Koleoptilen und auf die Koleoptillänge wirkten die

Extrakte in spezifischer Weise. Roggen- und Maisextrakt beeinflußte die Primärblattentwicklung wesentlich günstiger als der aus Gerste- und Haferendosperm hergestellte, während die arteigene Ernährung wiederum die besten Ergebnisse zur Folge hatte. Die Koleoptilen der mit Roggen-, Gerste- und Haferextrakt versorgten Embryonen sind kleiner als bei Verwendung des Mais- oder Weizenextraktes.

In der weiteren Entwicklung der Keimlinge wurden ebenfalls extraktbedingte Unterschiede deutlich. Abb. 7, in der die Sproßlängen der normal entwickelten Pflanzen dargestellt sind, zeigt, daß bei arteigener

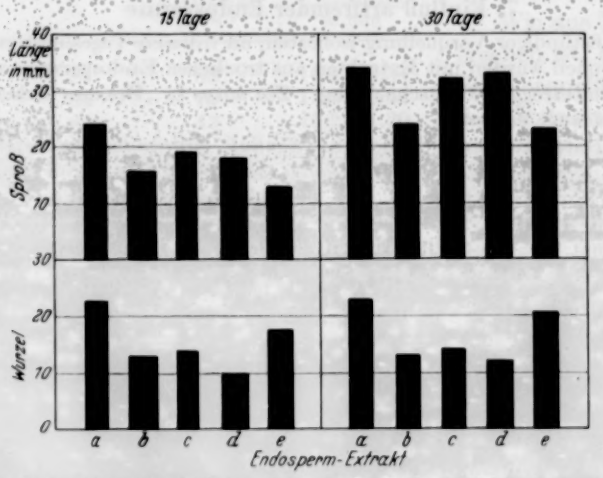


Abb. 7. Einfluß artfremder Endospermextrakte auf das Wachstum 6 Std vorgequollener Embryonen in Agarkultur. *a* Weizen; *b* Roggen; *c* Mais; *d* Gerste; *e* Hafer

Ernährung das Wachstum am besten ist. Während Mais- und Gersteextrakt hinsichtlich ihrer wachstumsfördernden Wirkung dem Weizenextrakt fast entsprachen, wuchsen die Keimlinge auf Roggen- und Haferextrakt erheblich schlechter. Die Werte nach 30 Tagen geben etwa die erreichten Endlängen an, da später kein nennenswerter Zuwachs mehr zu beobachten war. Die Primärblätter der mit Mais- und Gersteextrakt ernährten Keimlinge waren heller grün als die übrigen; am dunkelsten waren die auf Haferextrakt wachsenden Keimlinge, während Roggenextrakt gegenüber arteigener Ernährung keinen Farbunterschied zur Folge hatte.

Die Wurzeln — es kamen neben der Hauptwurzel fast stets zwei sproßbürtige Wurzeln zur Ausbildung — waren meist etwas verdickt und erschienen, obwohl sie besser wuchsen als ohne Extraktzusatz, in ihrem Wachstum gehemmt. Nur bei den mit Gerste- und Haferextrakt ernährten Keimlingen war nach 15tägiger Kultur noch geringes Wachstum festzustellen (vgl. Abb. 7). Die auf Weizenextrakt beobachtete

verstärkte Ausbildung von sproßbürtigen Wurzeln trat bei Ernährung mit artfremden Endospermextrakten schwächer in Erscheinung. Auffällig sind die verhältnismäßig langen Wurzeln auf Haferextrakt, zumal auf diesem Substrat das Wachstum der oberirdischen Keimlingsorgane besonders gering war (vgl. Abb. 7 und Tabelle 8). Die zunächst weißen Wurzeln der mit Weizen-, Roggen-, Mais- und Gersteextrakt ernährten Embryonen färbten sich innerhalb der ersten 2 Wochen bräunlich, auf Haferextrakt hingegen waren sie noch nach 4 Wochen weiß.

Neben diesen Ernährungsversuchen mit Endospermextrakten wurden trocken isolierte Weizenembryonen auf ungequollene Roggen-, Mais-, Gerste- und Haferendosperme transplantiert. Als Kontrolle dienten isolierte Embryonen, homöoplastische Weizenpfropfungen und Weizenkaryopsen. Als Kulturgefäße wurden mit gewaschenem, sterilisierten Sand gefüllte Reagensgläser verwendet; später wurden die Pflanzen pikiert und schließlich ins Freiland übertragen. Jede Versuchsreihe kam mit 10 Exemplaren zur Durchführung.

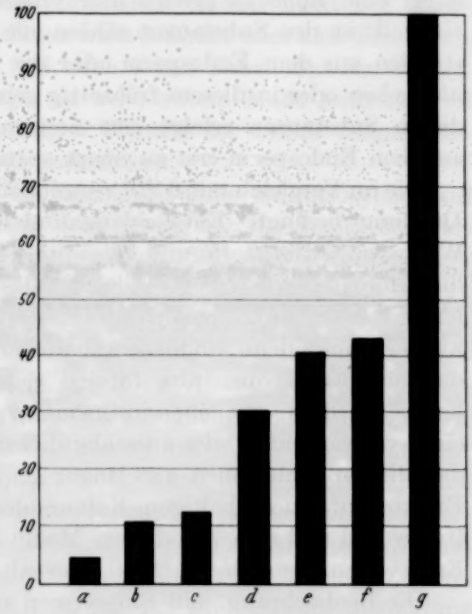


Abb. 8. Einfluß artfremder Endosperme auf das Wachstum trocken isolierter Embryonen in Sandkultur nach 10 Tagen. *a* Kontrolle (Embryonen); *b* Mais; *c* Hafer; *d* Gerste; *e* Roggen; *f* Weizen; *g* Kontrolle (Karyopsen = 100)

Von den Roggen-, Gerste- und homöoplastischen Pfropfungen kamen alle, von den Hafer- und Maistransplantationen dagegen nur 8 bzw. 6 Exemplare zur Entwicklung. Der Durchtritt des Primärblattes durch die Koleoptile erfolgte bei Ernährung mit Roggenendosperm gleichzeitig mit den homöoplastischen Pfropfungen, bei den übrigen heteroplastischen Transplantationen mit eintägiger Verzögerung. Die Weizen-Roggen-Pfropfungen wuchsen ebensogut und in den ersten Tagen sogar etwas besser als die homöoplastischen Kontrollen. Demgegenüber war die fördernde Wirkung der Gerste geringer; die Embryonen auf Hafer- und Maisendosperm blieben in ihrer Entwicklung auffallend zurück (vgl. Abb. 8).

Die Keimlinge wuchsen bei Ernährung mit Roggenendosperm zu normal fruchtenden Pflanzen heran, ohne sich von den homöoplastischen Pfropfungen zu unterscheiden. Von den übrigen heteroplastischen Transplantationen konnten nur 1 bzw. 2 und auf Maisunterlage überhaupt kein Exemplar bis zum Fruchten erhalten werden.

8. Diskussion der Ergebnisse

In der Literatur über die Keimungsphysiologie der Gramineen finden sich zahlreiche Angaben darüber, daß schon in den ersten Quellungsstunden ein sehr lebhafter Stoffaustausch zwischen Embryo und Endosperm stattfindet. Es wird nicht nur über eine schnelle Wuchsstoffentleerung des Endosperms berichtet. Auch Hemmstoffe scheinen dabei eine Rolle zu spielen und Vitamine, Biosstoffe u. dgl. dürften ebenfalls zu den Substanzen zählen, die schon in den ersten Quellungsstunden aus dem Endosperm oder der Aleuronschicht in den Embryo übergehen oder in diesem frühzeitig gebildet werden. Im Gegensatz zu diesen Substanzen erfolgt eine nennenswerte Aufnahme von Glucose aus dem Endosperm erst zu einem späteren Zeitpunkt.

Die im Vergleich mit 6 Std vorgequollenen Embryonen durch längere Quellung bedingte Entwicklungsförderung ist demnach weniger auf Wuchs- und Biosstoffe und Vitamine, sondern wohl in erster Linie auf die Kohlenhydratreserven des Endosperms zurückzuführen. Nach JAMES (1940) wird in den ersten 24 Std vom Embryo nur sehr wenig Zucker aus dem Endosperm aufgenommen, womit der Befund, daß erst Embryonen aus 48 Std gequollenen Karyopsen wesentlich besser wachsen, gut übereinstimmt (vgl. Abb. 1). Für die Annahme einer vorwiegenden oder ausschließlichen Glucosewirkung spricht auch, daß die an Embryonen aus länger gequollenen Körnern beobachteten Effekte auf glucosehaltigem Kultursubstrat in gesteigertem Maße auftreten und daß sich auf diesem Medium verschieden lange gequollene Embryonen ziemlich gleichartig verhalten.

Die Beobachtung, daß Embryonen auf Glucoseagar eine viel bessere Entwicklung zeigen als auf Nähragar nach WHITE, beweist die im Vergleich mit Glucose nur untergeordnete Bedeutung der Mineralsalze (vgl. Tabelle 2). Entsprechend trat ein gegenüber Leitungswasser besseres Wachstum auf Mineralsalzagar erst bei länger als 12 Std vorgequollenen, zuckerreicheren Embryonen in Erscheinung. Nach 48stündiger Quellung isolierte Embryonen zeigten gegenüber kürzer vorgequollenen Exemplaren auch auf Leitungswasseragar eine Förderung, was wohl ebenfalls mit ihrem erhöhten Zuckerspiegel in Zusammenhang steht (vgl. Abb. 1).

SCHANDER (1934), der isolierte Weizen-, Roggen- und Gersteembryonen auf anorganischem Nähragar kultivierte, berichtet, daß diese trocken isoliert 5 mm lang wurden, was etwa unseren 24 Std vorgequollenen Embryonen entspricht, und nach 24stündiger Quellung exstirpiert zu Pflanzen weiterwuchsen. Auch aus Angaben von DE ROPP (1939), VOSS (1939) und v. GUTTENBERG und WIEDOW (1952) wird das im Vergleich mit anderen Gramineen sehr schwache Wachstum der von uns untersuchten Weizenembryonen ersichtlich, was auf eine besonders geringe Ausstattung des Embryos mit Nähr- und Wirkstoffen schließen läßt.

Bei länger vorgequollenen Embryonen erfuhr das Verhältnis der Wurzel- zur Koleoptillänge eine Verschiebung (vgl. Abb. 1). Da das Koleoptil- bzw. Sproßwachstum aber auch von der Ausbildung und Leistungsfähigkeit des Wurzelsystems abhängig ist, darf nicht ohne weiteres auf eine besondere Förderung der oberirdischen Keimlingsorgane geschlossen werden. Für die länger gequollenen Embryonen ist anzunehmen, daß der reichlicher vorhandene Zucker nicht nur direkt auf den Sproß wirkte, sondern diesen auch indirekt über eine Förderung des Wurzelsystems beeinflußte (vgl. Abb. 4 und Tabelle 2). Da Wurzelbildung auf 2%igem Glucoseagar in verstärktem Maße auftritt, sind wahrscheinlich auch die sproßbürtigen Wurzeln der 48 Std vorgequollenen Embryonen als Zuckereffekt aufzufassen.

Bemerkenswert ist, daß die Keimfähigkeit isolierter Embryonen auf Leitungswasser- oder Nährsalzagar unabhängig von der Dauer der Vorquellung nur etwa 70% beträgt, während auf 2%igem Glucoseagar auch 6 Std vorgequollene Embryonen fast vollzählig keimten (vgl. Tabelle 2). Ursache kann nicht das Fehlen von Aktivatoren im Sinne SCHANDERS (1934) sein, weil zur Beseitigung der Hemmung die 6stündige Vorquellung ausreichen müßte (vgl. auch DE ROPP (1939) und die günstige Glucosewirkung unverständlich wäre. Eine mögliche Erklärung sehen wir darin, daß der Zuckerspiegel einzelner Embryonen auch nach 48stündiger Vorquellung noch sehr niedrig war, wofür auch die teilweise fehlende Koleoptilausbildung spricht. Somit wäre denkbar, daß besonders zuckerarme Embryonen zur Zeit der Isolierung die für den als Alles-oder-Nichts-Reaktion aufzufassenden Radiculadurchbruch erforderliche Zuckerkonzentration noch nicht erreicht haben. Ihre Weiterentwicklung verliefe dann erst nach Überschreiten des kritischen Zuckerwertes in eindeutiger Abhängigkeit von der Vorquellung, was sich sowohl in der Anzahl der ausgebildeten Koleoptilen, wie auch in der Sproßlänge äußert.

Da die Koleoptilen bei den auf Glucoseagar kultivierten Exemplaren stets zur Ausbildung kommen (vgl. Tabelle 2), muß die Glucose auch bei diesem Prozeß der begrenzende Faktor sein. Daneben sind Mineralsalze für die erste Entwicklung des Embryos ebenfalls von Bedeutung. Anscheinend reichen aber sehr geringe, im Leitungswasser vorhandene Konzentrationen aus, da durch WHITEsche Nährlösung keine Erhöhung des Effektes eintritt (vgl. Tabelle 1 und 2).

Bei der Beurteilung der Ernährungsversuche mit Endospermextrakten ist zu berücksichtigen, daß diese ein heterogenes Stoffgemisch darstellen, dessen fördernd oder hemmend wirkende Substanzen in komplexem Zusammenwirken den isolierten Embryo beeinflussen. Die von uns an den Wurzeln beobachteten Veränderungen sind den in der Literatur beschriebenen, durch Wuchsstoffbehandlung erzielten Effekten sehr ähnlich. Die Annahme, daß die Hemmung des Wurzelwachstums

durch den Wuchsstoff des Extraktes bedingt wurde (vgl. Abb. 4 und Tabelle 5) ist naheliegend, zumal andere, in der Literatur beschriebene Veränderungen an wuchsstoffbehandelten Wurzeln in unseren Versuchen ebenfalls zu beobachten waren. Zahlreiche Autoren berichten über Anschwellungen und Verdickungen der Wurzeln und über eine durch Wuchsstoff ausgelöste, vermehrte Wurzelbildung. Dabei werden die Wuchsstoffeffekte teilweise ganz ähnlich wie die auch von uns festgestellten Veränderungen charakterisiert. THIMANN und LANE (1938) erwähnen beispielsweise, daß viele Nebenwurzeln an der Stelle der Hauptwurzel ausgebildet wurden, an der die Wachstumshemmung einsetzte, während KANDLER (1950) mitteilt, daß die Nebenwurzeln der gestauchten Hauptwurzel rosettenartig ansaßen.

Eine besonders reiche Wurzelbildung wurde von uns nur auf Substraten beobachtet, die sowohl Extrakt als auch Glucose enthielten. Das läßt vermuten, daß der Wuchsstoff die Wurzelbildung zwar anregt, daß für die Entwicklung der durch den Wuchsstoff gleichzeitig gehemmten Wurzelanlagen aber lösliche Kohlenhydrate in größeren Mengen vorhanden sein müssen. Angaben in der Literatur sprechen für die Richtigkeit dieser Annahme. Isolierte, in glucosearmen, wuchsstoffhaltigen Medien kultivierte Wurzeln erhöhten ihre Seitenwurzelzahl meist nicht oder erst verspätet, besaßen teilweise aber eine große Anzahl Wurzelanlagen, während intakte Pflanzen auf Wuchsstoffgaben mit verstärkter Wurzelbildung reagierten. Demnach enthielten in unseren Versuchen weder die 6 Std vorgequollenen Embryonen noch die Endospermextrakte so viel Zucker wie für eine maximale Wurzelbildung erforderlich gewesen wäre. Nach mehrtägiger Kultur im wuchsstoffhaltigen Substrat wurde ein Nachlassen der Wachstumshemmung, teilweise sogar eine Förderung festgestellt (vgl. Abb. 4). Diesem Effekt liegt wahrscheinlich eine Wuchsstoffzerstörung oder eine Gewöhnung der Wurzeln an die hohen Wuchsstoffkonzentrationen zugrunde, wie dies z. B. KANDLER und VIEREGG (1953) auch bei isolierten Maiswurzeln beobachten konnten.

Hinsichtlich des Sproßwachstums ist anzunehmen, daß der Wuchsstoff des Extraktes in erster Linie förderte (vgl. z. B. Abb. 4 und Tabelle 5) und den durch die Hemmung des Wurzelsystems bedingten negativen Einfluß überlagerte. Das abweichende Verhalten der Dunkelversuche (vgl. Abb. 5 und Tabelle 6) ist vielleicht auf die fehlende Wirkstoff-, Wuchsstoff- und Hemmstoffbildung des Embryos zurückzuführen. Bemerkenswert ist, daß v. GUTTENBERG und WIEDOW (1952) die von uns nur im Licht erhaltenen Effekte an Haferembryonen auf Wuchsstoffagar auch im Dunkeln beobachten konnten.

Andere wichtige Komponenten des Extraktes sind lösliche Kohlenhydrate. Im Kaltwasserextrakt überwiegt offenbar der die Wurzeln hemmende Wuchsstoff, während Zucker in nur sehr geringer Konzentration

vorliegt. Dies kommt in der großen Zahl der Embryonen ohne ausgebildete Koleoptile sowie im niedrigen Keimprozent zum Ausdruck (vgl. Tabelle 5). Bei 50° C und besonders durch Kochen hergestellte Extrakte müssen erheblich mehr Zucker enthalten, was sich z.B. in den höheren Keimprozenten, im Fehlen von Keimlingen ohne Koleoptile und in der Ausbildung von sproßbürtigen Wurzeln widerspiegelt. Sehr wahrscheinlich sind an diesen verschiedenen Effekten auch noch andere Substanzen des Endosperms beteiligt, über deren spezifische Wirkung aber erst wenig bekannt ist (vgl. z.B. RAPPAPORT (1954). Daß auch Mineralsalze auf die Keimung und besonders auf die Koleoptilausbildung fördernd wirken (vgl. Tabelle 1 und 2), wurde schon erwähnt. Von BORRISS wurde bereits 1937 und 1939 der überraschend starke Einfluß, den Alkali- und Erdalkalisalze auf das Streckungswachstum der Sproßorgane von Keimlingen ausüben, eingehend untersucht. Nach SCHNEIDER (1938) u.a. wird das Wachstum der *Avena*-Koleoptile in der Hauptsache vom Wuchsstoff- und Glucosegehalt der Extrakte beeinflußt. Ein von Zucker und Wuchsstoff unabhängiger, das Wachstum verzögernder Prozeß konnte nicht näher analysiert werden, doch vermutete SCHNEIDER, daß dabei ein dritter, begrenzend wirkender Faktor eine Rolle spielt (vgl. hierzu z.B. BONNER 1949).

Die Kulturversuche, bei denen die Embryonen mit Extrakten aus vorgequollenen Endospermen ernährt wurden, bestätigen die Auffassung, daß schon in den ersten Quellungsstunden für das Embryowachstum wesentliche Substanzen aus dem Endosperm auswandern (vgl. Abb. 6 und Tabelle 7). Lösliche Kohlenhydrate kommen hierbei kaum in Betracht, so daß die Effekte nur auf Veränderungen des Wuchsstoffgehaltes oder auf sonstige, im Extrakt fehlende Stoffe zurückzuführen sind.

Auch die Ernährungsversuche mit artfremden Extrakten sprechen für die Annahme, daß außer Glucose und Wuchsstoff noch andere Substanzen im Extrakt gelöst sind (vgl. Abb. 7 und Tabelle 8). Wenn auch wahrscheinlich ist, daß die Extrakte der verschiedenen Endosperme Zucker und Wuchsstoff in verschiedener Konzentration enthalten (vgl. z.B. HATCHER 1945), was sicher einzelne Abweichungen zur Folge hat, so lassen sich damit kaum alle Beobachtungen an den Embryonen erklären. Die verschiedenen Endospermeffekte sind teilweise auf den schon von SCHNEIDER (1938) erwähnten, dritten Wachstumsfaktor zurückzuführen, der u.a. vielleicht auch durch die Untersuchungen von v. GUTTENBERG und WIEDOW (1952) einer Analyse nähergebracht wurde. Die durch artfremde Ernährung bedingten Veränderungen verdienen um so mehr Beachtung, als die Weizenembryonen vor der Exstirpation 6 Std Gelegenheit hatten, arteigene Endospermsubstanzen aufzunehmen.

Das gegenüber den homöoplastischen Pfropfungen langsamere und geringere Wachstum der isolierten, mit Weizenendospermextrakt ernährten Embryonen (vgl. z. B. Abb. 2, 7 und 8) hat verschiedene Ursachen. Den extrakternährten Embryonen stand nur ein Bruchteil der im Endosperm vorhandenen Nährstoffe zur Verfügung, die außerdem nicht im normalen Mengenverhältnis vorlagen, während wasserunlösliche und thermolabile Substanzen im Extrakt völlig fehlten. Auch ist zu berücksichtigen, daß bei Extrakternährung die Endospermsubstanzen gleichzeitig auf den Embryo einwirken und nicht allmählich mobilisiert werden wie beim normalen Keimungsprozeß. Obwohl die Entwicklung des Embryos von der ihm zur Verfügung stehenden Endospermmenge bis zu einem gewissen Grade abhängig ist (vgl. Abb. 2 und 3 und Tabelle 4), waren am Scutellum belassene Endospermspuren wirkungsvoller als Extrakte. Gerade diese Tatsache weist auf die Bedeutung obiger Gesichtspunkte hin.

Demgegenüber ist das im Vergleich mit normalen Pflanzen geringere Wachstum der homöoplastischen Pfropfungen (vgl. STINGL 1907, GLUSTSCHENKO und PITSCHIKIN 1950 und Abb. 8) wohl in erster Linie auf den erschwerten Stoffaustausch zwischen den Pfropfpartnern zurückzuführen, da transplantierten Embryonen die gleiche Endospermmenge zur Verfügung steht wie denen intakter Karyopsen.

Bemerkenswert ist, daß die als Pfropfunterlage benutzten artfremden Endosperme das Embryowachstum anders beeinflussen als die entsprechenden Extrakte (vgl. Abb. 7 und 8). Bei Extrakternährung zeigten Weizenendosperme die beste Wirkung, während von den artfremden Substraten Maisextrakt am günstigsten wirkte (vgl. auch v. GUTTENBERG und WIEDOW 1952). Die transplantierten Embryonen hingegen wuchsen bei Ernährung mit Weizen- und Roggenendospermen am besten (vgl. auch STINGL 1907) und auf Maisunterlage am schlechtesten.

Zusammenfassung

1. Es wurde die Entwicklung isolierter Weizenembryonen in Abhängigkeit von der Quellungszeit vor der Exstirpation und von den Nährstoffen des Kultursubstrates untersucht. Zur Verwendung kamen neben einfacheren Nährmedien arteigene und artfremde Endospermextrakte und intakte Endosperme.

2. Auf gewässertem Agar ist das Embryowachstum schwächer als auf unbehandeltem Agar. Einfach und doppelt destilliertes Wasser unterscheiden sich in ihrer Wirkung auf die isolierten Embryonen nicht, während Leitungswasser eine Entwicklungsförderung zur Folge hat.

3. Nach 6stündiger Quellung isolierte Embryonen zeigen auf Leitungswasseragar ein nur sehr geringes Wachstum, während 48 Std

vorgequollene Embryonen etwas besser wachsen. Findet die Exstirpation nach 12 oder 24 Std statt, gleicht das Wachstum der Embryonen dem der nur 6 Std gequollenen.

4. Auf Nähragar nach WHITE ist schon bei 24 Std gequollenen Embryonen gegenüber nach 6 Std exstirpierten eine geringe Förderung festzustellen. Glucose wirkt auf das Embryowachstum stark fördernd. Eine noch bessere Entwicklung war auf 2% Glucose enthaltendem Nähragar nach WHITE zu beobachten. Am Scutellum belassene Endospermreste beeinflussen das Embryowachstum sehr erheblich.

5. Weizenendospermextrakt fördert die Entwicklung isolierter Embryonen, obwohl das Wachstum der Wurzeln gehemmt wird. Bei Ernährung mit Extrakt und Glucose kommen an den gehemmten Wurzelenden zahlreiche Seitenwurzeln zur Ausbildung, die sich teilweise verzweigen und miteinander verwachsen. Mit Extrakten artfremder Endosperme ernährte Embryonen werden spezifisch beeinflußt. Maisextrakt wirkt auf das Wachstum besser als Roggen-, Gerste- und Haferextrakt; bei arteigener Ernährung zeigten sich die günstigsten Ergebnisse.

6. Auf artfremde Endosperme transplantierte Embryonen wachsen meist schlechter als homöoplastische Pfropfungen. Während Roggenendosperm etwa in der gleichen Weise fördernd wirkt wie das arteigene Endosperm, ist die Förderung durch Gerste-, Hafer- und Maisendosperm erheblich geringer.

Literatur

BONNER, J.: Limiting factors and growth inhibitors in the growth of the Avena coleoptile. Amer. J. Bot. **36**, 323 (1949). — BORRISS, H.: Die Beeinflussung des Streckungswachstums durch Salze. I. Mitteilung: Die Wirkung von reinen Salzlösungen auf das Wachstum etiolierter Keimlinge. Jb. wiss. Bot. **85**, 732 (1937). — Die Beeinflussung des pflanzlichen Wachstums durch die Neutralsalze der Alkali- und Erdalkalimetalle. Ernährg Pflanz. **35**, 289 (1939). — Jahresbericht des Institutes für Agrobiologie. Wiss. Z. Univ. Greifswald, Math.-naturwiss. R. **4**, 381 (1954/55). — BORRISS, H., u. M. ARNDT: Die Entwicklung isolierter Agrostemma-Embryonen in Abhängigkeit vom Reife- und Nachreifezustand der Samen. Flora (Jena) **143**, 492 (1956). — FIEDLER, H.: Entwicklungs- und reizphysiologische Untersuchungen an Kulturen isolierter Wurzelspitzen. Z. Bot. **30**, 385 (1936). — Die pflanzliche Gewebe- und Organkultur. Z. Bot. **33**, 369 (1939). — GLUSTSCHENKO, I. J., u. PITSCHIKIN: Erzeugung von vegetativen Hybriden bei Getreidearten mittels Embryo-Transplantation. Trudy Inst. Genet. Akad. Nauk USSR. **18** (1950). — GUTTENBERG, H. v., u. H.-L. WIEDOW: Über den Wirkstoffbedarf isolierter Haferembryonen. Planta (Berl.) **41**, 145 (1952). — HATCHER, E. S. J.: Studies in the vernalisation of cereals. IX. Auxin production during development and ripening of the anther and carpel of spring and winter rye. Ann. of Bot., N. S. **9**, 235 (1945). — JAMES, A. L.: The carbohydrate metabolism of germinating barley. New Phytologist **39**, 133 (1940). — KANDLER, O.: Untersuchungen über den Zusammenhang zwischen Atmungsstoffwechsel und Wachstumsvorgängen bei in vitro kultivierten Maiswurzeln. Z. Naturforsch. 5b, 203 (1950). — KANDLER, O., u. A. VIEREGG: Über den Einfluß von β-Indolylessigsäure auf den Stoffwechsel in vitro kultivierter Maiswurzeln und

Spargelsprosse. Planta (Berl.) **41**, 613 (1953). — NIKLEWSKI, B.: Über den Einfluß von Kolloidstoffen auf die Entwicklung einiger Kulturpflanzen. Jb. wiss. Bot. **78**, 431 (1933). — NIKLEWSKI, B., u. A. KRAUSE: Über den Einfluß der Kolloidsubstanzen auf die Entwicklung des Wurzelsystems der Pflanze. Jb. wiss. Bot. **70**, 158 (1929). — RAPPAPORT, J.: In vitro culture of plant embryos and factors controlling their growth. Bot. Review **20**, 201 (1954). — ROPP, R. S. DE: Studies in the vernalisation of cereals. IV. The effect of preliminary soaking of the grain on the growth and tropic responses of the excised embryo of winter rye. Ann. of Bot., N. S. **3**, 243 (1939). — SCHANDER, H.: Keimungsphysiologische Studien über die Bedeutung der Aleuronschicht bei Oryza und anderen Gramineen. Z. Bot. **27**, 433 (1934). — SCHNEIDER, C. L.: The interdependence of auxin and sugar for growth. Amer. J. Bot. **25**, 258 (1938). — STINGL, G.: Experimentelle Studie über die Ernährung von pflanzlichen Embryonen. Flora (Jena) **97**, 308 (1907). — THIMANN, K. V., u. R. H. LANE: After-effects of the treatment of seed with auxin. Amer. J. Bot. **25**, 535 (1938). — VIRTANEN, A. I.: On the role of substances present in the seeds and arising in them during germination in the growth of plants. Experientia **5**, 313 (1949). — VIRTANEN, A. I., u. S. SAUBERT-v. HAUSEN: Role of substances formed during germination in the growth of plants. Nature (Lond.) **163**, 482 (1949a). — Über die Bedeutung der das Redoxpotential erniedrigenden Stoffe für das Wachstum der Pflanze. Z. Pflanzenernährg **45** (90), 11 (1949b). — VOSS, H.: Nachweis des inaktiven Wuchsstoffes, eines Wuchsstoffantagonisten und deren wachstumsregulatorische Bedeutung. Planta (Berl.) **30**, 252 (1939).

Dr. HELMUT AUGSTEN, Botanisches Institut, Potsdam-Sanssouci, Maulbeerallee 2

Planta, Bd. 48, S. 47—98 (1956)

Aus dem Botanischen Institut der Universität München

DIE ABHÄNGIGKEIT DER NEKTARSEKRETION VON TEMPERATUR, LUFT- UND BODENFEUCHTIGKEIT*

Von

HANS HUBER

Mit 11 Textabbildungen

(Eingegangen am 16. Juli 1956)

Einleitung

Die Ausscheidung des Nektars ist, wie jeder Lebensvorgang, von den Umweltbedingungen abhängig. In Anbetracht der Bedeutung des Nektars einerseits für die Bestäubung der Blüten, andererseits für die Bereitung des Honigs durch die Bienen, erscheint es verständlich, daß man sich schon seit langer Zeit um die Klärung der Frage bemüht, inwiefern die Nektarsekretion durch klimatische Faktoren beeinflußt wird. Zwar liegt inzwischen ein reiches Beobachtungsmaterial vor, die theoretische Deutung desselben enthält jedoch zahlreiche Widersprüche, deren Lösung zu versuchen sich die vorliegende Arbeit zur Aufgabe macht.

Die Untersuchungen wurden auf Anregung von Herrn Professor Dr. K. MÄGDEFRAU ausgeführt. Für die Überlassung des Themas und für sein großes Interesse an der Arbeit möchte ich ihm an dieser Stelle meinen Dank aussprechen. Ferner danke ich Frau Professor Dr. R. BEUTLER für die Hilfe beim Aufsuchen schwer zugänglicher Literatur, sowie der Leitung des Botanischen Gartens für das mir zur Verfügung gestellte Material.

A. Material und Methoden

In den Jahren 1952 bis 1954 wurde an über 14000 Blüten von 9 verschiedenen Arten die Nektarabscheidung untersucht. Die nachfolgend angeführten Tabellen und Diagramme stellen einen das durchschnittliche Verhalten der Nektarsekretion charakterisierenden Auszug aus dem umfangreichen Zahlenmaterial dar.

Zum Schutz der Freilandpflanzen vor Insektenbeflug dienten Tüllbeutel oder Drahtkäfige. Die bei BEUTLER (1953) diskutierte Möglichkeit einer Veränderung des Mikroklimas in derart behandelten Blüten dürfte bei Verwendung sehr feiner Gaze recht gering sein und auf Menge und Konzentration des Nektars kaum Einfluß haben. Dies gilt auch für die an Regentagen zur Vermeidung des Auswaschens der Nektarien vorübergehend notwendige Abdeckung der Pflanzen mit Frühbeetfenstern.

Nektargewinnung und Gewichtsermittlung erfolgten nach der von BEUTLER (1936) angegebenen Technik. Es wurden Glascapillaren verwendet, deren Durchmesser der Konzentration der Nektare angepaßt waren (BOETIUS, v. CZARNOWSKI 1952). Zur Aufnahme größerer Volumina versah ich die Capillaren mit einer oder mehreren kugeligen Erweiterungen. Hält man die Blüten so, daß die Glasröhrchen nahezu waagrecht aufgesetzt werden können, dann erweist sich die Capillarität in

* Dissertation der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität München.

jedem Fall als genügend stark für ein praktisch restloses Aufsteigen des Sekrets (BEUTLER 1936, v. CZARNOWSKI 1952, MÜHLHÄUSSER). BOETIUS schätzte den Meßfehler der Capillarmethode auf 0,5 mg Nektar. Bei Gesamtnektarmengen von 10 mg aufwärts entspricht das etwa jenen Fehlern von 1—5%, die auch BEUTLER u. SCHÖNTAG aus Vergleichen mit der Zentrifugenmethode (s. SWANSON u. SHUEL) erhielten.

Da für quantitative Untersuchungen nur die jeweils sezernierten Zuckermengen in Frage kommen, ist neben der Kenntnis der Nektarmengen auch jene ihres Zuckergehalts erforderlich. Letzterer geht aus dem spezifischen Gewicht der betreffenden Lösung hervor, das sich anhand einer von BEUTLER (1934, 1936) eingehend beschriebenen Methode, aus den Nettogewichten der einmal mit Nektar, dann mit destilliertem Wasser gefüllten Capillare berechnen läßt. Die Umsetzung in Gewichtsprozente erfolgte nach BEUTLER (1934).

Die so gefundenen Zuckerprozente sind Näherungswerte, da laut BEUTLER (1936) „die verschiedenen im Nektar vorhandenen Zuckerarten etwas verschiedene spezifische Gewichte haben, und da auch Spuren von anderen Stoffen im Nektar vorhanden sind, die das spezifische Gewicht etwas beeinflussen". KLEBER untersuchte nach dieser Methode die Konzentrationen zahlreicher Nektararten. Die Werte stimmen nach BEUTLER (1935, 1936) gut mit den Ergebnissen anderer Arbeitsweisen überein. Der Bestimmungsfehler entspricht etwa jenem der refraktometrischen Konzentrationserfassung, der laut PARK (1928) 1—3% beträgt.

Die Summe der mittleren Abweichungen aus Nektarmengenbestimmung und Konzentrationsermittlung ergeben den insgesamt zu berücksichtigenden Fehlerbereich. Da alle Gewichtsbestimmungen dreimal durchgeführt wurden (Mikrowaage, Wagner & Munz), sämtliche Versuche stets in mehreren Wiederholungen liefen, zudem nur reichlich sezernierende Pflanzenarten zur Verwendung kamen, ließ sich dieser auf 4—6% beschränken.

Wesentlich schwieriger lassen sich all die Unterschiede in den Zuckermengen aus Einzelblüten erfassen, die auf morphologischen und physiologischen Ursachen beruhen und in der freien Natur eine große Rolle spielen. So können Blütengröße, Stellung der Blüten an der Pflanze, Blütenalter, Resorptionsvorgänge und Zahl der Nektarentnahmen die sezernierten Zuckermengen recht variabel gestalten (vgl. BEUTLER 1930, 1953).

Verwendet man für jeden Versuch stets eine genügend große Anzahl von Blüten (mindestens 10), die nach Größe und Stellung an den Pflanzen gleichmäßig ausgewählt werden, so darf nach meinen Erfahrungen der Einfluß der beiden ersten Faktoren als genügend berücksichtigt gelten.

Dem altersbedingten Sekretionsrhythmus der Einzelblüte im Experiment Rechnung zu tragen, gibt es im Prinzip zwei Möglichkeiten:

1. Die Nektarentnahme erfolgt in bestimmten, festbleibenden Zeiträumen. Hierbei wird in der Regel der Trockensubstanzgehalt des innerhalb 24 Std ausgeschiedenen Nektars ermittelt (BEUTLER u. WAHL, BEUTLER u. SCHÖNTAG, FAHN). Der große Vorteil dieser Methode, der darin besteht, daß durch die Ausschaltung des Zeitfaktors feste Bezugsgrößen für Vergleichszwecke geschaffen werden, ist zugleich ihr Nachteil: Die Blütenentwicklung beansprucht bei den einzelnen Arten oft recht unterschiedliche Zeiträume und wird zudem von wechselnder Witterung stark beeinflußt. Je nach Temperatur und Pflanzenart können deshalb sehr differente Altersstufen erfaßt werden (BOETIUS).

2. Die Nektarentnahme geschieht aus gleichen Entwicklungsstadien der Blüten. Der Blühvorgang wird auf Grund der Morphologie der Blüten in mehrere Altersstufen eingeteilt. Die gefundenen Zuckermengen entsprechen also immer analogen Blühstadien (BOETIUS, v. CZARNOWSKI 1952, 1953a, b), die miteinander verglichen

werden können. Abgesehen davon, daß die Festlegung der Altersstufen auf Grund der Änderung in der Morphologie der Blüten oft mit Ungenauigkeiten verbunden ist, beeinträchtigt die ausschließliche Berücksichtigung des unter 1. angeführten Einwandes sehr die Verwendung dieser Methode: Die Blühzeiten sind oft so verschieden lang (*Borago* 1—3 Tage, *Tropaeolum* 2—8 Tage und darüber) und damit die einzelnen Blühstadien derart unterschiedlich weit auseinandergezogen, daß dieses Phänomen bei der exakten Beurteilung der Sekretions*leistung* einer Blüte nicht ohne weiteres ignoriert werden darf.

Für meine Untersuchungen kombinierte ich die beiden Arbeitsweisen. Da der Sekretionsbeginn bei den hier untersuchten Pflanzen ziemlich genau mit der Blütenöffnung zusammenfällt, rechnet die Sekretionszeit von diesem Blühstadium an. Die Nektarentnahme erfolgte nur einmal, und zwar aus derjenigen Altersstufe, bei der die Hauptmenge des Sekrets vorliegt, Resorptionsvorgänge also noch nicht eingetreten sein konnten. Die Beendigung der Trockensubstanzvermehrung fällt bei den einzelnen Arten mit verschiedenen Blühstadien zusammen; z. B. tritt sie bei *Tropaeolum* nach der Öffnung der letzten Anthere ein, bei der protandrischen *Borago* dann, wenn der Griffel zu seiner vollen Länge ausgewachsen ist.

Wie das Aufblühen sind auch diese Altersstufen morphologisch so eindeutig charakterisiert, daß Ungenauigkeiten in der Altersbestimmung vermieden werden können. Ferner entfällt bei nur einmaliger Nektarentnahme die Möglichkeit, daß sich durch wiederholte Eingriffe die Sekretionsintensität in unkontrollierbarer Weise ändert, wie dies von Porsch (1923), Boetius und Raw berichtet wird.

Die ermittelten Zuckermengen reduzierte ich, um auch Blühperioden ungleicher Länge vergleichen zu können, auf die Zeiteinheit von 24 Std. Daß die so errechneten Tageswerte der Sekretion den natürlichen nicht genau entsprechen, sondern Mittelwerte vorstellen, ist verständlich, da ja die Intensität der Nektarausscheidung nicht während der gesamten Blühdauer konstant bleibt. Sie dürfen aber als ausreichend gesicherte Basis für vergleichende Untersuchungen angesehen werden. Ebenso decken sich diese Werte, schon der rein methodischen Unterschiede wegen, nicht vollständig mit dem von Beutler (1936) in die Literatur eingeführten Begriff des „Zuckerwertes" (Zuckermenge je Blüte und 24 Std). Trotzdem möchte ich diesen Ausdruck seiner Prägnanz wegen beibehalten, ihn nur, da sich jedes Experiment auf eine größere Anzahl von Blüten erstreckte, auf die Zuckermenge je 10 Blüten und 24 Std anwenden.

Wegen weiterer, noch zu berücksichtigender Faktoren wie Jahreszeit und Licht wird auf die Studie Beutlers (1953) hingewiesen. Hier sei nur noch folgendes erwähnt:

Alle Versuche wurden im diffusen Licht durchgeführt, um eine unterschiedliche Einwirkung des Sonnenlichts auszuschalten. Sekretionsänderungen infolge wechselnder Insolation sind zwar nicht eindeutig erwiesen, doch unter Umständen möglich (Bonnier, Fomynich, Mühlethaler, Pelopidas, Oertel, Vansell).

Bei den im Freien verschieden tief wurzelnden Pflanzen lassen sich hinsichtlich der Feuchtigkeit des Untergrunds nur Näherungswerte angeben. Um trotzdem die Bodenfeuchtigkeit unter Kontrolle halten zu können, kultivierte ich die Pflanzen in Vegetationsgefäßen. Der Wassergehalt des Bodens wurde jeweils zweimal innerhalb von 24 Std bestimmt. Die angeführten Mittelwerte sind in Prozenten der Wasserkapazität (Gartenerde = 34,3%) ausgedrückt.

Temperatur und Luftfeuchtigkeit registrierte ein Thermohygrograph (Fa. Fueß) in 50 cm Höhe vom Erdboden. Die Messung der beiden Faktoren in Gewächshaus bzw. „Klimaschrank" und „Klimaglocke" erfolgte mittels Thermometer und Hygrometer. Die technischen Einzelheiten des Klimaschranks sind Abb. 1 zu entnehmen. Abb. 2 zeigt die zur Erzielung eines von der Umgebung der Pflanze

unabhängigen Mikroklimas im Blütenbereich gewählte Versuchsanordnung (Klimaglocke). Die Temperaturregelung erfolgte auf elektrischem Wege. Durch Einstellen von Verdunstungsschalen bzw. Schalen mit H_2SO_4 ließ sich die Luftfeuchtigkeit variieren. Eine elektromagnetische Pumpe gewährleistete langsame Luftturbulenz im Klimaschrank.

Abb. 1. Klimaschrank

Abb. 2. Klimaglocke

B. Der Einfluß der Temperatur auf die Nektarproduktion

Berichten von W. P. WILSON und HAUPT zufolge ist zwar die Ausbildung der Nektarien temperaturabhängig, nicht aber der Sekretionsvorgang selbst. BEUTLER (1930) schloß aus Versuchen mit *Asclepias*, *Borago* und *Tropaeolum*, daß die Temperatur innerhalb der biologischen Grenzen keine wesentliche Wirkung auf die Nektarsekretion hat. Wie bereits BONNIER, KIRCHNER, PORSCH (1924) und später auch KLEBER, BOETIUS und FAHN beobachteten, zeigen die Pflanzen einen gewissen Rhythmus im Verlauf ihrer täglichen Sekretionstätigkeit. Das Maximum der Nektarausscheidung liegt hierbei oft in den frühen Morgenstunden oder auch in den Abendstunden. Auch diese Befunde sprechen zunächst gegen eine Temperaturabhängigkeit der Sekretion.

Hingegen fördert nach ZANDER (1927) und OSTASHENKO (1929) warmfeuchte Witterung die Nektarabsonderung. Ferner konnte KENOYER für eine Reihe von Pflanzen optimale Temperaturen der Sekretion feststellen, die zwischen 15 und 25° C liegen sollen. Auch nach GOETZE, WEPRIKOW, VANSELL, HAMMER und BARBIER (1951, 1952) hängt die Nektarerzeugung der Pflanzen irgendwie mit deren Wärmegenuß zusammen.

In gleicher Weise begünstigen nach FAHN höhere Wärmegrade die Nektarsekretion einer Reihe von Pflanzen, wenngleich auch, wie das

Beispiel *Tecomaria* zeigte, das Gegenteil der Fall sein kann. Dies trifft laut Agthe ebenfalls für *Fritillaria* zu, die an kühlen Tagen maximale Nektarmengen sezernieren soll.

Es scheint fast, daß die Versuchsergebnisse einander um so mehr widersprechen, eine je größere Zahl von Pflanzenarten zu Untersuchungen herangezogen wird. Eine Weiterverfolgung dieses Weges dürfte nur dann allgemein befriedigende Ergebnisse liefern, wenn zugleich die Frage beantwortet werden kann, wie die Wirkung der äußeren, im Experiment variierbaren Faktoren mit den inneren, in der Pflanze herrschenden in Beziehung zu setzen sind. Zunächst bedürfen aber die Kenntnisse über die Art der Temperaturabhängigkeit der Nektarsekretion einer Erweiterung. Dann wird sich vielleicht auch zeigen, worauf das anscheinend unterschiedliche Verhalten verschiedener Pflanzenarten beruht.

I. Temperatur und Nektarsekretion verschiedener Pflanzen

Entsprechende Versuchsergebnisse entstammen vornehmlich Dauerbeobachtungen an Freilandpflanzen. Die Luftfeuchtigkeit schwankte hierbei naturgemäß ziemlich stark. Sie verändert, wie später noch näher ausgeführt wird, bei gutem Wassergehalt des Bodens (in den Versuchen zwischen 55 und 65 %) die ausgeschiedenen Zuckermengen im allgemeinen nur wenig. Da die Auswertung der Ergebnisse nach Zuckerwerten erfolgt, kann der Einfluß der verschiedenen Luftfeuchten bei all den Pflanzenarten vernachlässigt werden, die sich nicht, wie z. B. *Salvia splendens*, anders verhalten.

1. Borago officinalis (Abb. 3)

Es zeigt sich, daß die Zuckermengen in erheblichem Maße mit den Temperaturen schwanken. Jeder Temperaturanstieg hat eine Vermehrung der Zuckerwerte zur Folge und umgekehrt. Ob diese Differenzen auf Änderungen der Nektarmengen, oder auf Konzentrationsschwankungen, oder auf beiden beruhen, ist zunächst nicht zu entscheiden. Wenn auch die Tagesmittelwerte der Luftfeuchtigkeit keine wesentlichen Unterschiede aufweisen, so kann doch ihr stets zu beobachtender Tagesgang, der in den Mittelwerten natürlich nur wenig zur Geltung kommt, die eventuell mit der Temperatur auftretenden Konzentrationsänderungen verdecken. Selbst bei nahezu konstanter Luftfeuchtigkeit, wie sie den Versuchen mit Kalthauspflanzen zugrunde lag, ist immer noch zu berücksichtigen, daß die Konzentrationen der Drüsensekrete zu einem Ausgleich mit dem Feuchtigkeitsgehalt der Luft gelangen können. Damit werden temperaturbedingte Unterschiede wiederum überdeckt. Dies gilt für *Borago* sowohl als auch für alle übrigen Pflanzenarten, wobei natürlich die verschieden gute Bergung der Drüsenflüssigkeit eine große Rolle spielt (Bonnier, Beutler 1930, Fahn u. a.).

Da die Blüten von *Borago* über Tag und Nacht hinweg blühen, ergibt sich eine weitere Frage: Haben die Nachttemperaturen irgend-

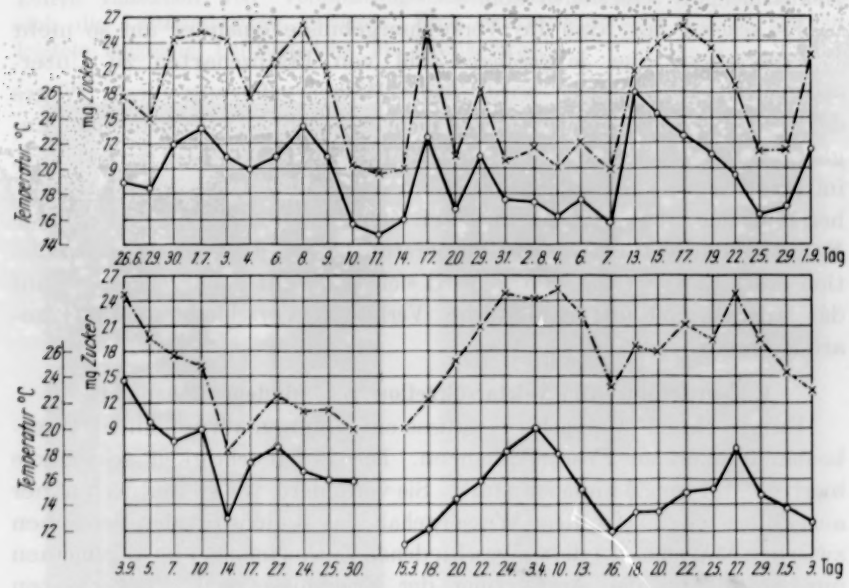


Abb. 3. Nektarausscheidung und Temperatur *(Borago officinalis)*. Oberes Kurvenpaar (mit Fortsetzung unten links): Freilandpflanzen (26. Juni bis 30. September 1953). Kurvenpaar unten rechts: Kalthauspflanzen (15. März bis 3. Mai 1954). —·—·— Zuckermenge (Mittelwerte von 7 bzw. 5 Einzelpflanzen). —— Temperatur (Mittelwerte nach Thermographenmessung)

einen Einfluß auf die Sekretionsintensität, oder gehen diese nur dem Temperaturmittel des Sonnentages parallel? In der Tabelle 1 wurden Zuckerwerte aus Sekretionszeiträumen mit gleicher Tages- und verschiedener Nachttemperatur (linke Hälfte) und umgekehrt (rechte Seite) zusammengestellt. Differierende Nachttemperaturen verändern bei gleichbleibendem Tagesmittel die Zuckerwerte kaum. Zu einem ähnlichen Ergebnis kam SHUEL anläßlich der experimentellen Widerlegung einer von KENOYER vertretenen Ansicht, nach welcher große Unterschiede zwischen Tag- und Nachttemperaturen der Sekretion förderlich sein sollen. Letztere geht, wie die rechte Seite der Tabelle 2 belegt, offensichtlich den Temperaturen des Sonnentages parallel.

Tabelle 1

$t°$ C		Zuckerwerte		$t°$ C	
Tag	Nacht			Nacht	Tag
21,1	19,7	20,3	17,8	16,3	20,0
21,6	15,8	22,6	25,2	16,3	23,4
17,6	15,0	12,2	9,5	15,8	15,7
17,0	10,8	11,6	22,6	15,8	21,6
15,7	15,8	9,5	7,0	11,5	15,0
15,5	9,4	9,3	12,5	10,8	17,5

Bei *Oenothera biennis*, einer Pflanze mit nächtlichem Sekretionsmaximum, läßt sich dieser Sachverhalt noch eingehender klarlegen.

2. *Oenothera biennis* (Abb. 4)

Für eine Temperaturabhängigkeit der Zuckersekretion zeugen die Ergebnisse der sich über die ganze Blühperiode des Bestandes erstreckenden Freilanduntersuchungen. Die Zuckerausscheidung geht mit fort-

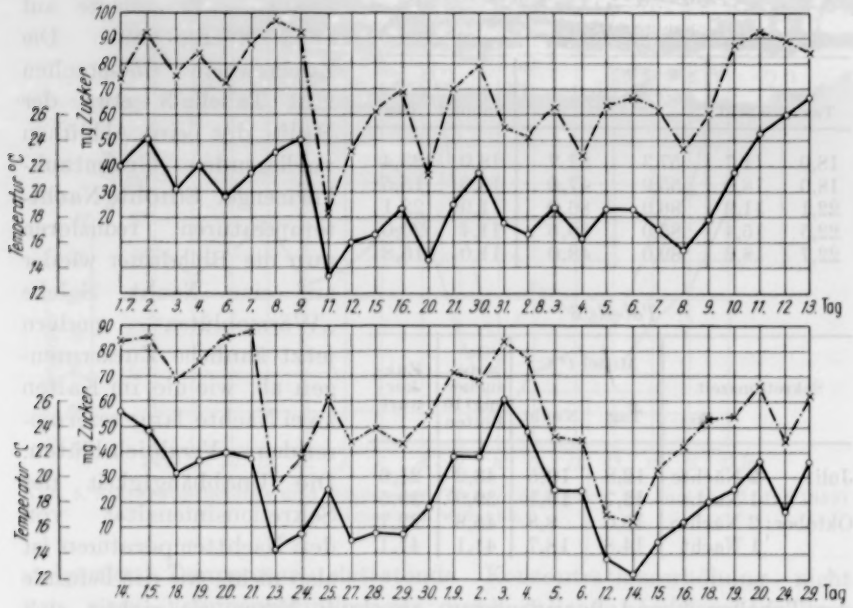


Abb. 4. Nektarausscheidung und Temperatur *(Oenothera biennis)*. Mittelwerte von 11 Einzelpflanzen (1. Juli bis 29. September 1954). Signaturen wie Abb. 3

schreitender Jahreszeit zurück, so daß den hohen Tagestemperaturen zu Anfang September eine minder lebhafte Sekretionstätigkeit zukommt, als einem gleich großen täglichen Wärmemittel im Juli. Beobachtungen von KENOYER, BOETIUS und PANKRATOWA zufolge treten solche Sekretionsminderungen allgemein mit fortschreitender Blütezeit der Pflanzen auf und lassen sich nach FOMYNICH zum Teil mit einer Verkleinerung der Nektarien erklären.

Dieser allmählich schwächer werdende Nektarfluß erlaubt hier nicht (wie bei *Borago* geschehen, bei der stets frisch erblühte Pflanzen zur Verfügung standen) die zur Entscheidung der Frage nach der wirkenden Temperatur benötigten großen Differenzen der Nachttemperaturen durch Vergleiche von Sommer- mit Herbstwerten aufzusuchen. Innerhalb eines kurzen Zeitraumes sind solche Unterschiede nur experimentell erreichbar, und zwar dadurch, daß Freilandpflanzen jeweils für die Dauer

einer Nacht unter Glas gestellt werden. Wie die Tabelle 2 zeigt, hängt auch bei *Oenothera* die Höhe der Zuckerwerte anscheinend nur von den Tagestemperaturen, nicht aber vom Wärmemittel der Sekretionszeit ab.

Ganz so einfach liegen die Dinge allerdings nicht. Sinken die Tagestemperaturen unter einen bestimmten, je nach Dauer der Wärmewirkung verschiedenen und deshalb mit fortschreitender Jahreszeit ansteigenden Mittelwert ab, dann dehnen sich Blühdauer und Sekretionszeit einer Einzelblüte auf zwei Nächte aus. Die Zuckerwerte entsprechen laut Tabelle 3 etwa der Hälfte der beim Abblühen vorliegenden Gesamtzukkermenge. Erhöhte Nachttemperaturen reduzieren nun die Blühdauer wieder auf eine Nacht. Solche „Wärmeblüten" sondern jetzt ähnliche Zuckermengen ab, wie die im Kalten zwei Nächte lang sezernierenden Vergleichsblüten. Die Unabhängigkeit der Sekretionsintensität von den Nachttemperaturen ist also nicht, wie die Befunde der Tabellen 1 und 2 andeuteten, absoluter Natur, sie richtet sich vielmehr nach dem Wärmemittel des entsprechenden Sonnentages.

Tabelle 2

$t°$ C		Zuckerwerte		$t°$ C	
Tag	Nacht			Nacht	Tag
18,0	11,7	57,3	87,7	18,0	23,4
18,0	18,0	55,9	47,0	18,0	15,5
22,1	11,9	86,0	86,0	11,9	22,1
22,5	15,4	85,0	69,5	11,4	20,0
22,7	18,2	89,0	48,0	11,0	16,8

Tabelle 3

Sekretionszeit		Mittel $t°$ C		Gesamtzucker (mg) 10 Blüten	Zukkerwert
		Tag	Nacht		
Juli:	2 Nächte	12,8	10,5	43,2	21,6
	1 Nacht	12,7	19,1	39,5	39,5
Oktober:	2 Nächte	15,0	8,8	45,8	22,7
	1 Nacht	14,8	18,7	41,1	41,1

Sehr wahrscheinlich lassen sich die an *Oenothera* gewonnenen Ergebnisse auch auf andere Pflanzen mit nächtlichem Sekretionsmaximum übertragen. So zeigen Lindenblüten einerseits eine Temperaturabhängigkeit ihrer Nektarausscheidung insofern, als nach BEUTLER u. WAHL bei warmer Witterung mehr Nektar sezerniert wird. Andererseits gilt es als Erfahrungstatsache (OSTASHENKO 1929), daß niedere Nachttemperaturen die Sekretionstätigkeit noch keineswegs sistieren.

3. Hemerocallis fulva (Abb. 5)

Diese Blüten besitzen ebenfalls eine kurze Lebens- und Sekretionszeit, beide liegen aber hier in den Tagesstunden. Die sich auf einen Bereich von 14—24° C erstreckenden Beobachtungen zeigen, daß innerhalb dieser Grenzen die Zuckerabsonderung dem täglichen Temperaturmittel (6—18 Uhr) folgt.

Soweit nun im Verlauf der bisherigen Untersuchungen *(Borago, Oenothera)* Schwankungen der Nektarkonzentrationen auftraten, war

nicht eindeutig zu entscheiden, welchem Faktor, der Temperatur oder der Luftfeuchtigkeit oder beiden zusammen, diese zugeschrieben werden sollten. Auch das einschlägige Schrifttum gibt hierüber keine befriedigende Auskunft. So berichteten FOMYNICH und HAMMER über temperaturgebundene Variationen der Konzentration des Nektars von *Trifolium pratense*. Beide Autoren stimmen darin überein, daß die mit

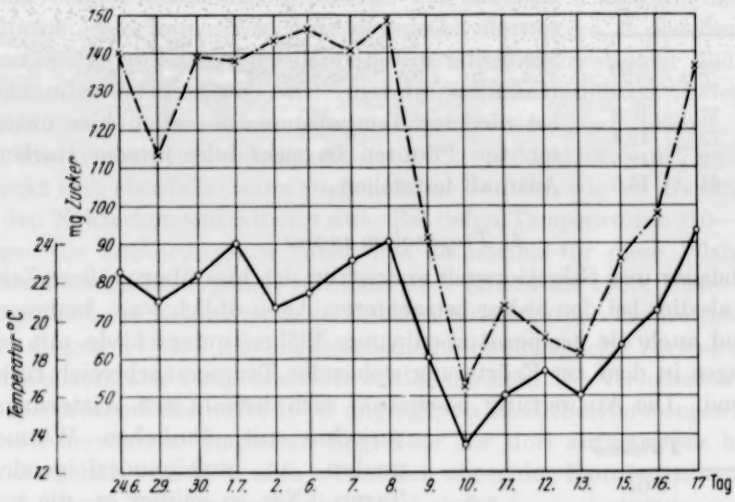


Abb. 5. Nektarausscheidung und Temperatur (*Hemerocallis fulva*, 24. Juni bis 17. Juli 1953). Signaturen wie Abb. 3

steigender Temperatur eintretende Konzentrationserhöhung nicht von einer Volumenbeeinflussung durch fallende Luftfeuchten herrühren kann, denn die Nektarmengen stiegen gleichfalls mit den Wärmegraden. Andererseits fand KENOYER keine bedeutenden temperaturbedingten Differenzen in der Nektarkonzentration verschiedener Pflanzenarten.

Zur Entscheidung dieser Frage eignet sich nun *Hemerocallis* ganz vorzüglich. Ihr Nektar wird innerhalb kurzer Zeit in reichlicher Menge (um 60 mg je Blüte) vom Grund der Staubblätter her abgesondert und ist infolge seiner Aufbewahrung in der Perigonröhre vor äußeren Einflüssen gut geschützt. Deshalb haben — dieses Ergebnis der anderenorts erörterten Untersuchungen über die allgemeinen Grundlagen postsekretorischer Konzentrationsänderungen sei hier vorweggenommen — selbst größere Feuchtigkeitsschwankungen in der umgebenden Luft nur geringe Wirkung auf die Nektarkonzentration. Wenn trotzdem bedeutendere Veränderungen der Zuckerprozente auftreten, so müssen diese den Einwirkungen unterschiedlicher Temperaturen zugeschrieben werden, und zwar um so eindeutiger, je unerheblicher die Feuchtigkeitsdifferenzen sind.

Aufschluß hierüber gibt die Tabelle 4. Mit fallender Temperatur nehmen auch die Nektarkonzentrationen ab. Ihre Verminderung wird besonders augenscheinlich, wenn die durchschnittliche Tagestemperatur unter etwa 18° C sinkt. Darüber halten sich die Konzentrationsschwankungen in engeren Grenzen; insofern besteht also zu den Befunden KENOYERS kein Widerspruch. Dagegen ließ sich, und das stimmt wiederum mit den Mitteilungen FOMYNICHS und HAMMERS überein, eine Zuckergehaltsabnahme bei niederen Temperaturen an allen hier untersuchten Pflanzen in mehr oder minder starkem Ausmaß feststellen.

Tabelle 4

Temperatur °C	Luftfeuchte %	Nektarkonzentration %
24,1	72	23,0
24,1	73	21,0
20,7	77	19,6
21,4	73	19,4
16,0	72	12,5
17,3	64	15,6

4. *Tropaeolum majus*

Blühdauer und Sekretionszeit erstrecken sich hier über größere Zeiträume, als dies bei den bisher betrachteten Arten üblich war. Insbesondere sind auch die temperaturbedingten Blühzeitunterschiede mit bis zu 6 Tagen in dem zur Erörterung stehenden Temperaturbereich recht bedeutend. Die Auswertung beschränkt sich deshalb auf Witterungsperioden mit ähnlichen Wärmegraden an aufeinanderfolgenden Tagen. Nur so gelingt es, die unkontrollierbaren Einwirkungen eines Temperatursturzes innerhalb einer Sekretionsphase auszuschalten.

Tabelle 5

Temperatur °C	Zucker %	Gesamtzucker (mg) 10 Blüten	Blühdauer Tage	Zuckerwert
10,2	31,0	68,2	8,0	8,5
	25,0	79,8	8,0	9,9
	19,4	50,4	8,0	6,3
14,3	37,4	110,4	5,3	20,8
18,0	48,3	136,3	4,0	34,1
20,5	47,0	156,4	3,5	44,8
23,9	50,2	113,5	2,6	43,6
26,1	53,5	86,7	2,3	37,7

Die Tabelle 5 gibt Auskunft über die Gesamtzuckermengen, Zuckerwerte sowie Zuckerkonzentrationen bei verschiedenen Temperaturstufen. Die Werte wurden, wie das unter 10° C erwähnte Beispiel zeigt, aus stets mehreren Beobachtungen (jeweils mindestens 10 Blüten) zusammengezogen. Die Befunde der Einzelbestimmungen schwanken beträchtlich um den Mittelwert, dieser selbst ist aber gegenüber denjenigen der benachbarten Temperaturstufen als genügend abgegrenzt anzusehen. Allgemein ergibt sich, daß auch bei *Tropaeolum* steigender Wärmegenuß der Nektarabsonderung förderlich ist. Mit wachsendem Tagesmittel der Temperatur erhöhen sich sowohl die Gesamtzuckermengen als auch die Zuckerwerte. Die Zunahme der letzteren resultiert damit nicht allein aus der sinkenden Blühdauer, wie dies vielleicht aus den Untersuchungen an *Oenothera* über Blütezeitänderungen durch unterschiedliche nächtliche Wärmemengen geschlossen werden könnte.

Die gleichzeitig mit den steigenden Zuckermengen aus denselben Gründen der Temperaturzunahme vor sich gehende Kürzung der Blühdauer hat aber einmal zur Folge, daß die tägliche Absonderungsleistung der Nektarien sich im Verhältnis zu den Gesamtzuckermengen stärker verändert. Zum anderen bedingt sie im Temperaturbereich über 20° C trotz der nun absinkenden Gesamtzuckermengen zunächst annähernd gleich bleibende Sekretionsleistung. Von etwa 24° C an kann dann der Rückgang der Gesamtzuckermengen durch die weitere, in gleichen Temperaturintervallen immer geringer werdende Verkürzung der Blühdauer nicht mehr kompensiert werden. Jetzt beginnen auch die in der Zeiteinheit sezernierten Zuckermengen (Zuckerwerte) abzusinken.

Die Temperaturabhängigkeit der Zuckerproduktion von *Tropaeolum* drückt sich ebenfalls, wenn auch nicht so deutlich wie bei *Hemerocallis*, in den Nektarkonzentrationen aus. Bei tiefen Temperaturen (10—14° C) liegen die Zuckerprozente unter dem als normal für diese Pflanzenart betrachteten Zuckergehalt von rund 45% (Beutler 1930, 1936). Allerdings blieb der Nektar so lange Zeit den Einwirkungen der Luftfeuchtigkeit ausgesetzt, daß feuchtigkeitsbedingte nachträgliche Veränderungen der Konzentration angenommen werden müssen. Die verschieden hohen Zuckerprozente der unter 10° C angeführten Einzelbestimmungen mögen davon herrühren. Immerhin liegt aber der dort aufgetretene höchste Zuckergehalt von 31% noch wesentlich unter den Konzentrationen, die bei höheren Temperaturen die Regel sind.

Weitere Untersuchungen über die Abhängigkeit der Nektarsekretion von der Temperatur an

5. Echinops sphaerocephalus, Echium plantagineum und Salvia sclarea

ergeben keine neuen Gesichtspunkte. Allgemein schwanken die ausgeschiedenen Zuckermengen in erheblichem Maße mit dem Wärmegenuß der Pflanzen. Auch hier gehen bei niederen Temperaturen die Nektarkonzentrationen zurück. Vom bisher gefundenen Zusammenhang zwischen Temperatur und Nektarsekretion teilweise abweichend verhält sich hingegen *Salvia splendens*.

Tabelle 6

Art	Temperatur °C	Zucker %	Zuckerwert
Echinops sphaerocephalus	20,7	54,5	21,8
	14,8	43,9	14,0
Echium plantagineum .	19,0	26,0	10,0
	10,4	18,5	2,9
Salvia sclarea	22,5	51,3	4,0
	15,6	36,0	2,2

6. Salvia splendens

Die Sekretion beginnt schon einige Stunden vor der zumeist abends erfolgenden vollständigen Blütenentfaltung und setzt sich, falls nicht

extrem niedere Temperaturen Verlängerung der Blühdauer bedingen, bis in den Vormittag des folgenden Tages hinein fort. Wie die Tabelle 7 zeigt, läßt auch *Salvia splendens* eine Abhängigkeit der Sekretionsintensität von der Temperatur erkennen. Die Werte stellen das aus 10 bis 20 Einzelbefunden an je 30—40 Blüten errechnete Mittel dar. Es gilt nur bei strikter Ausschaltung jeglicher Luftfeuchtigkeitsdifferenzen. Da ja die täglichen Feuchtigkeitsschwankungen selbst an Tagen mit gleicher mittlerer Luftfeuchtigkeit nie ganz übereinstimmen, war zur Aufdeckung der zwischen Temperatur und Nektarabsonderung bestehenden Beziehung die Zusammenfassung der größeren Zahl von Sekretionsabschnitten mit ähnlichen Außenbedingungen notwendig.

Tabelle 7

Temperatur °C	Zucker %	Zuckerwert
10,0 — 12,8	14,0	16,9
13,0 — 14,0	14,7	21,1
15,5 — 16,5	16,0	24,2
17,3 — 19,0	15,8	28,3
20,0	16,7	28,8
21,2 — 23,6	15,4	25,1
24,5 — 26,0	16,0	20,7
30 (KENOYER)	—	12,9

Für die Intensität der Nektarabsonderung sind die Wärmegrade des Blütenöffnungstages sicher von Bedeutung. Inwieweit die Nachttemperaturen die Sekretion beeinflussen, war hier nicht eindeutig zu entscheiden. Sofern Differenzen im nächtlichen Wärmemittel sonst gleich temperierter Tage auftraten, blieben sie ohne merkliche Wirkung auf die Sekretion, doch hielten sich die Unterschiede in engen Grenzen. Ein Versuch, *Salvia* aus dem Freiland in das Gewächshaus mit einer um 10° höheren nächtlichen Temperatur umzustellen, mißlang. Die Blüten wurden zum größten Teil abgeworfen, die in einigen Fällen sezernierten Zuckermengen lagen weit unter den Werten im Freien.

Änderungen der Luftfeuchtigkeit, die bei den bisher untersuchten Arten keine Wirkung auf die Zuckerabsonderung zeigten, wie besonders die an Regentagen herrschenden hohen Sättigungsgrade scheinen bei *Salvia* einen bedeutenden, oftmals jeglicher Wirkung der Temperatur widersprechenden Einfluß zu besitzen. Beispielsweise sezerniert *Salvia* bei 15°C, aber sehr hoher Luftfeuchtigkeit, durchschnittlich 30 mg Zucker pro Tag und 10 Blüten. Das übertrifft die mittlere Sekretionsintensität bei günstigeren Temperaturverhältnissen, aber normalem Feuchtigkeitsgehalt der Atmosphäre. Feucht-warme Tage liefern wiederum mehr Zucker (bis 45 mg, in Einzelfällen auch darüber) als naß-kalte Witterungsabschnitte. Hier zeigt sich also zusätzlich die sekretionsfördernde Wirkung der Temperatur.

Immerhin bestehen in der Abhängigkeit der Sekretion verschiedener Pflanzenarten von den Umweltbedingungen gewisse Unterschiede. Ob diese jedoch bis zu einer Temperaturunabhängigkeit der Nektarsekretion mancher Pflanzen reichen können, wie das Befunde von BEUTLER (1930), AGTHE und FAHN andeuten, soll nun näher untersucht werden.

II. Unterschiede in den Reaktionsweisen verschiedener Pflanzen

Gerade die Beobachtungen an *Salvia* zeigen, daß keineswegs aus einem anscheinend negativen Ausfall von Versuchen zum Temperatureinfluß allein schon über die Unwirksamkeit dieses Faktors befunden werden darf. Gewiß können die unter bestimmten Bedingungen der Luftfeuchtigkeit bei niederen Temperaturen vermehrt sezernierten Nektarmengen den Eindruck einer relativ großen Unabhängigkeit der Nektarabsonderung vom Wärmegenuß der Pflanze erwecken. Dabei darf aber nicht vergessen werden, daß eben nur die Verbindung mit der Luftfeuchtigkeit zu solchen Resultaten führte.

Vielleicht wird auch bei *Fritillaria* der Temperatureinfluß auf die Nektarsekretion von Wirkungen der Luftfeuchtigkeit überdeckt. AGTHE stellte an regnerischen kühlen Tagen eine besonders starke, die Absonderung sonniger Witterungsabschnitte übertreffende Sekretion fest. Dabei änderten sich, wie bei *Salvia* (Tabelle 20), die Nektarkonzentrationen nur geringfügig. Das entspricht doch im Endergebnis einer Förderung der Zuckerproduktion unter Bedingungen, die auch bei *Salvia scheinbar unabhängig von der jeweiligen Temperatur* vermehrte Sekretion auslösten.

Aller Wahrscheinlichkeit nach gibt es keine grundsätzlichen Unterschiede im Verhalten der Nektarabsonderung verschiedener Pflanzenarten gegenüber der Temperatur. Soweit hier gegensätzliche Befunde auftreten, haben sie ihre Ursachen in der *verschieden starken Beeinflußbarkeit* der Nektarsekretion solcher Pflanzen durch *andere* Umweltfaktoren.

Hinzu kommt, daß der Zuckerwertanstieg, wie schon von KENOYER vermutet, nur bis zu einem bestimmten Wärmegrad, einer optimalen Grenze der Temperatur fortschreitet. Darauf deuten nicht allein die Ergebnisse der Untersuchungen mit *Tropaeolum* (Tabelle 5) und *Salvia* (Tabelle 7) hin. Ordnet man die bei *Oenothera* und *Borago* gemessenen Zuckerwerte nach steigender Temperatur, so zeigt sich auch hier der optimale Verlauf der Sekretionsintensität. In Abb. 6 (*Oenothera* und *Borago*) sind diese Befunde dargestellt.

Es gibt jedoch keine fixen Temperaturoptima der Sekretion. Sie verschieben sich beispielsweise immer dann nach unten, wenn die betreffende Pflanze bei niederer Temperatur kultiviert wird. Hierfür sprechen Versuche mit *Borago* (Abb. 3) und *Tropaeolum*. Dabei handelte es sich um Pflanzen, die im Glashaus bei einer mittleren Temperatur von etwa 14° C herangezogen worden waren und im frühen Frühjahr zur Blüte kamen. Ihre Zuckerwerte liegen gegenüber vergleichbaren Temperaturen der Freilandversuche (Abb. 3) beträchtlich höher. Die Nektarabsonderung erreicht hier schon bei 16—19° C jene Höhen, die sich an Sommer- oder Herbstpflanzen erst bei 22—25° einstellen.

Abgesehen davon bestätigt sich aber die weitere Erkenntnis KENOYERS, daß die Temperaturoptima bei unterschiedlichen Arten verschieden hoch liegen. Gegenüber *Borago*, *Oenothera* und *Tropaeolum* mit ihren zwischen 20 und 25° C auftretenden höchsten Sekretionsleistungen zeigt *Salvia splendens* diese schon bei etwa 17—20°. Für letztere gab KENOYER rund 15° C an, doch war seinerzeit weder das ganze Ausmaß der feuchtigkeitsbedingten Schwankungen der Nektarsekretion dieser Species, noch die Verschiebbarkeit des Temperaturoptimums bekannt. Hierin steckt durchaus die Möglichkeit eines Irrtums in der Präzisierung des optimalen Temperaturbereichs.

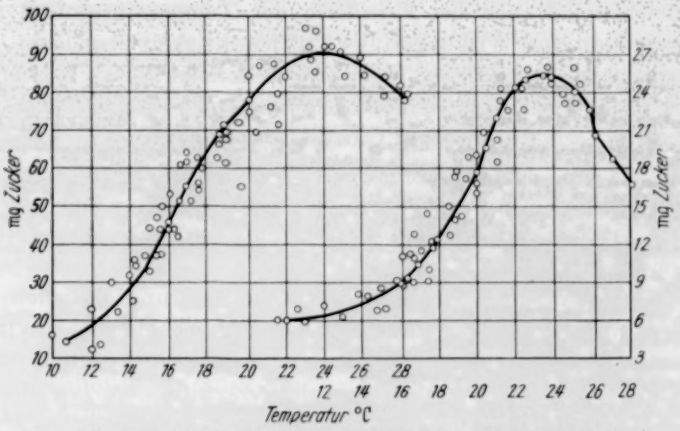


Abb. 6. Abhängigkeit der Nektarausscheidung von der Temperatur. Links: *Oenothera biennis*. Rechts: *Borago officinalis*

Im supraoptimalen Bereich der Temperatur entsprechen den niederen Temperaturen stets größere Zuckermengen als den höheren Wärmegraden. Die Bezeichnungen „niedere" und „hohe" Temperatur sind also relativ, d. h. sie beziehen sich jeweils auf die Lage des Temperaturoptimums. Damit erklären sich sowohl die gegen einen Temperatureinfluß auf die Nektarsekretion sprechenden Befunde BEUTLERS (1930), wie auch jene von FAHN an *Tecomaria capensis*.

Bei BEUTLER wechselten die Versuchspflanzen jeweils für 24 Std ihre Standorte zwischen Warm- und Kalthaus, wobei die „Kältepflanzen" etwas mehr Zucker sezernierten. Dieses Ergebnis läßt sich nun so deuten, daß die angewendeten recht hohen Temperaturen von 26—32° C bereits supraoptimaler Art gewesen sein mußten. FAHN verglich die an verschiedenen Tagen sezernierten Trockensubstanzmengen mit den Temperaturen der betreffenden Sekretionszeiträume und fand bei etwa 20° C größere Mengen als bei 25 oder gar 30°. Andererseits lagen die zwischen 5—20° ausgeschiedenen Trockensubstanzmengen im Durchschnitt erheblich unter den um 20° gemessenen Werten. Nach Annahme eines bei

rund 20° C liegenden Temperaturoptimums fügt sich das sonst so offensichtlich gegenläufige Verhalten der Sekretionsintensitäten ebenfalls zwanglos in den Rahmen der zwischen Nektarabsonderung und Temperatur bestehenden Zusammenhänge.

Diese lassen sich wie folgt formulieren: Übereinstimmend mit Befunden von OSTASHENKO (1929), WEPRIKOW, FAHN und BARBIER (1952) fördert warme Witterung die Nektarsekretion. Dem widersprechen die verschiedentlich erwähnten Morgen- oder Abendmaxima der Sekretion keineswegs. Nach Untersuchungen von BEUTLER (1930), KLEBER, BOETIUS, FAHN darf der innerhalb von 24 Std rhythmisch erfolgende Ablauf der Nektarabsonderung als artgebunden und damit durch Temperaturwechsel wenig veränderbar angesehen werden. Diese Tageskurven der Sekretion sind nun, wie die vorliegenden Untersuchungen erbrachten, je nach der mittleren Temperatur des betreffenden Zeitraumes als ganzes in Richtung höherer oder tieferer Zuckerwertsebenen verschiebbar.

Mit den Zuckermengen schwanken auch die Nektarkonzentrationen. Eindeutige Verminderungen im Zuckergehalt erscheinen allerdings erst bei tieferen Temperaturen. Im Bereich mittlerer und höherer Wärmegrade ändern sich die Konzentrationen nur wenig.

Soweit Differenzen in den Nachttemperaturen auftraten, zeigten diese, falls sie nicht die Blühdauer erheblich beeinflußten, gegenüber Schwankungen des Tagesmittels keine feststellbare Wirkung auf die Sekretionsintensität. Ihre mehr oder minder große Unabhängigkeit von den Nachttemperaturen resultiert also aus dem Verhältnis dieser zum Wärmemittel des Sonnentages.

Die Absonderungsleistung steigt mit der Temperatur nicht stetig an, sondern nimmt den Verlauf einer Optimumkurve. Die Kardinalpunkte der Temperatur, insbesonders ihre optimalen Werte, sind je nach Pflanzenart verschieden. Sie liegen auch innerhalb ein- und derselben Art nicht fest. Vermutlich richten sich die Temperaturoptima der Sekretion nach den klimatischen Bedingungen unter denen die Pflanze zur Blüte kam.

Schließlich kann bei manchen Arten *(Salvia, Fritillaria)* der Einfluß der Temperatur auf die Nektarsekretion von deren besonders starker Abhängigkeit von anderen Faktoren (Hydratur der Pflanze) verschleiert werden. Eine absolute Unabhängigkeit der Sekretion einzelner Arten von der Temperatur ließ sich in keinem Fall beobachten.

III. Ursachen der Temperaturabhängigkeit der Nektarsekretion

Die Nektarabsonderung hängt mit der Bildungssaftzufuhr aus den grünen Teilen der Pflanze zusammen. Dies konnte in neuerer Zeit durch Arbeiten von AGTHE, ZIMMERMANN (1953, 1954), sowie WYKES (1952a) und v. CZARNOWSKI (1952) eindeutig bewiesen werden. Ihre Ergebnisse

lassen sich sinngemäß etwa so formulieren: Es besteht anatomisch (AGTHE) wie physiologisch (ZIMMERMANN) eine Verbindung zwischen Nektarium und Assimilatleitung. Der Nektar ist ausgeschiedener Phloemsaft, der je nach Xylemgehalt der die Nektarien versorgenden Leitbündel mehr oder minder stark verdünnt wird (AGTHE). Der Zuckernachschub erfolgt aus dem grünen Teil der Pflanze (AGTHE, WYKES, v. CZARNOWSKI), der Ferntransport wirkt hierbei auf die Ausscheidungsintensität schwächer als der Nahtransport (v. CZARNOWSKI, WYKES). Entscheidend für Menge und Zuckergehalt des Nektars ist die Zuckermenge, welche den Blüten durch die Photosynthese in den Pflanzen zur Verfügung steht (KOBEL, v. CZARNOWSKI, WYKES).

Diesen Tatsachen entsprechend erscheint es zunächst angebracht, die Ursachen der Temperaturabhängigkeit der Sekretion in temperaturgebundenen Stoffwechselvorgängen der blühenden Sprosse zu suchen. Befunden von BONNIER u. FLAHAULT, GUBIN und FREY-WYSSLING (1949) zufolge scheint hierbei die CO_2-Assimilation der Pflanze eine Rolle zu spielen. Auch BARBIER (1951, 1952) vermutete Zusammenhänge zwischen den in den Pflanzen angesammelten Reserven und der Zuckerproduktion. Doch wird hier der Temperatureinfluß auf eine verschieden starke enzymatische Mobilisierung solcher Reservestoffe durch Diastase zurückgeführt.

1. CO_2-Assimilation und Nektarsekretion

Tatsache ist, daß jegliche Hemmung der Assimilationstätigkeit sistierend auf die Nektarausscheidung einwirkt. Beispielsweise sinkt nach übereinstimmenden Mitteilungen von KENOYER, BEUTLER (1930), VANSELL und v. CZARNOWSKI (1952) die Nektarproduktion in Blüten verdunkelter Pflanzen immer weiter ab und hört schließlich, nach Lichtentzug von einem bis mehreren Tagen, ganz auf. Sekretmenge und Nektarkonzentration vermindern sich gleichermaßen (BEUTLER, v. CZARNOWSKI).

Nach *vorübergehendem Lichtentzug* steigt, wie die nachstehende Versuchsreihe belegt, die Sekretionstätigkeit nur zögernd an. Hierzu wurden mehrere *Borago*-Pflanzen des Freilandes mit Hilfe von schwarzem Seidenpapier und Baumwollstoff verdunkelt (vgl. BEUTLER 1930). Da bei den Versuchstemperaturen von 15,9—17,6° C die Blühdauer rund 2 Tage währt, ermittelte ich, um Überschneidungen mit der Behandlung zu vermeiden, die Zuckerwerte nicht aus den Gesamtmengen des sezernierten Nektars, sondern direkt aus einer Reihe 24 Std alter Blüten.

4 Std	Lichtentzug	9,3	Zuckerwert	9,6	Kontrolle
24 „	„	3,6	„	12,7	„
24 „	später	6,0	„	14,5	„

Eine Verdunkelung von 4 Std lieferte gegenüber den Kontrollen noch keine merkliche Verminderung des Zuckerwertes, wohl aber ein Licht-

entzug von 1 Tag Dauer. 24 Std nach Wiedereintritt des Lichtgenusses erreichte die Zuckerabsonderung erst etwa die Hälfte des Werts der Vergleichspflanzen.

In ähnlicher Form verliefen Experimente an derselben Pflanzenart in annähernd *kohlensäurefreier Atmosphäre* (mittels KOH im Klimaschrank). Bei Temperaturen von 16—17° C ergaben sich folgende Zuckerwerte (Bestimmung wie oben):

Normal	10,6—13,2	Zuckerwert
2. Tag CO_2-Entzug	6,0	„
4. Tag „	0,9	„
24 Std mit CO_2	6,1	„

Wachsende Dauer und vermutlich auch steigende Stärke des Kohlensäureentzuges führt zu zunehmender Minderung des Zuckerwertes. Entsprechende Befunde erhielt SCHIMPER an extrafloralen Nektarien von *Cassia neglecta* in CO_2-freier Luft, während nach W. P. WILSON ein Aufenthalt im CO_2-freien Raum die Sekretion der Blattnektarien von *Vicia faba* nicht hemmen soll. In beiden Fällen wurde nur nach den vorhandenen Nektarmengen geurteilt, ein Verfahren, das mangels vergleichbarer Größen keine eindeutigen Ergebnisse liefert. Auch läßt sich der Erfolg des CO_2-Entzugs nicht gleich am ersten Versuchstag in voller Höhe beobachten.

24 Std nach Aufhebung der Behandlung stieg die Sekretionsintensität zwar wieder erheblich an, sie erreicht aber zu diesem Zeitpunkt noch nicht ihre ursprüngliche Höhe. Eine Nachwirkung des Eingriffs zeigt sich hier ebenso wie bei Lichtentzug und erneuter Belichtung. Der Erfolg der wieder aufgenommenen Assimilationstätigkeit scheint nicht sogleich in vollem Umfang der Nektarsekretion zuzukommen, sondern zunächst zur Deckung der in der Stoffbilanz entstandenen Verluste zu dienen.

Nun bringt eine Reihe kühler Tage keine so starke Unterbindung der Assimilationstätigkeit mit sich, wie sie infolge Licht- oder CO_2-Entzug auftritt. Eine auch nur annähernd ähnliche Verzögerung im Wiederansteigen der Zuckerwerte nach Temperaturerhöhung war nirgendwo zu beobachten. Trotzdem läßt sich nicht von der Hand weisen, daß bei extremen Temperaturverhältnissen (zu niedrige genau so wie überhöhte) die Versorgung der Nektarien mit Kohlenhydraten zum begrenzenden Faktor für die Nektarsekretion werden kann.

Tatsächlich zeigt ein Vergleich der Tagesausbeuten an Assimilaten bei verschiedenen Durchschnittstemperaturen mit entsprechenden Sekretionswerten unverkennbare Parallelen auf. Die Tabelle 8 bringt eine solche Gegenüberstellung am Beispiel von *Trifolium repens*. Das Material hierzu stammt hinsichtlich der Tagesausbeuten (je Sonnentag) der Assimilation von KOSTYTSCHEW u. BERG, die Sekretionsunterlagen fußen

auf Untersuchungen von KENOYER. Gegen Vergleiche dieser Art läßt sich freilich einwenden, daß unter Voraussetzung eines Zusammenhanges zwischen den täglichen Assimilationswerten und der Höhe der Nektarsekretion, diese sicher nicht von der reellen Assimilation abhängt, sondern vom Assimilatüberschuß. Dies ergibt sich allein schon aus der Verzögerung im Wiederansteigen der Zuckerwerte nach vorübergehendem Licht- oder CO_2-Entzug. Trotzdem erlaubt die augenscheinliche Übereinstimmung der Tagesausbeuten mit den Sekretionsintensitäten gewisse Rückschlüsse auf einen *Zusammenhang* zwischen *Nektarabsonderung*, *Temperatur* und *Assimilation*.

Weitere Befunde stehen hiermit in Einklang: So zitiert WEPRIKOW Beobachtungen, denen zufolge *Trifolium repens* oberhalb 25° C nicht mehr zuverlässig „honigen" soll. Ferner erinnert der allgemeine Rückgang der Tagesausbeuten an Assimilaten mit fortschreitender Jahreszeit (Tabelle 8, Juni—August) sehr an das immer wieder festgestellte Absinken der Sekretionsintensität mit zunehmender Dauer der Blütezeit einer Pflanze. Hier ist also nicht nur eine zunehmende Verkleinerung der Nektarien die Ursache (FOMYNICH), sondern auch die Schwächung der Assimilationstätigkeit. Letzterer Umstand kann im Zusammenhang mit dem Stoffverbrauch im Atmungsstoffwechsel durchaus bei höheren Temperaturen auch einmal dazu führen, daß der Nektarfluß einer Pflanzenart schwächer wird. GUBIN erklärte damit ein entsprechendes Verhalten von *Trifolium* in der Abblühperiode.

Tabelle 8

Temperatur °C	Assimilation mg CO_2/dm² Blattfläche je Tag	Sekretion mg Zucker 10 Blüten, 2 Tage
16,0	146,4	optimal
16,4	144,7	„
19,0	—	1,12
23,3	92,4 (Juni)	—
25,3	32,4	0,94
30,0	—	0,70
23,0	5,12—53,7 (August)	—

Der gesamte, allen untersuchten Pflanzenarten eigene optimale Verlauf der Sekretion, sowie die bei unterschiedlichen Arten verschiedenen Temperaturbereichen zukommende optimale Sekretbildung läßt sich ebensowohl aus Beziehungen zwischen Assimilation und Nektarbildung verstehen, wie diese Dinge umgekehrt für das Vorhandensein solcher Zusammenhänge sprechen. Aus dem Anpassungsvermögen des Assimilationsapparates an das jeweilige Klima (LUNDEGÅRDH, D. MÜLLER, YOSHII, KOSTYTSCHEW u. KARDO-SYSSOWIEWA) erklärt sich ferner die Veränderlichkeit des Temperaturoptimums der Sekretion je nach klimatischen Bedingungen der präfloralen Vegetationsperiode. Wenn dort von „Wärme"- und „Kältepflanzen" gesprochen werden kann (BELJAKOFF), so läßt sich diese Einteilung wahrscheinlich auch auf die Beziehungen zwischen Nektarsekretion und Temperatur übertragen.

Recht eigenartig wirkt aber nun die Tatsache, daß verstärktes pflanzliches Wachstum, das doch offensichtlich Ausdruck erhöhter Assimilation ist, die Nektarsekretion in den Einzelblüten nicht steigert, wie das die vielen mehr oder minder ergebnislos verlaufenen Düngungsversuche zeigten. (Hasler u. Maurizio 1949, 1950, 1951, v. Czarnowski 1953a, Schöntag). Völlig unerklärlich aber vom Standpunkt einer ausschließlichen Abhängigkeit der Nektarsekretion von der Assimilaterzeugung bleiben die erheblichen Schwankungen der täglich sezernierten Zuckermengen, die im Gefolge weitgehender Blühdaueränderungen auftreten (*Oenothera*, Tabelle 3).

Größere Temperaturdifferenzen waren dort durch Umstellen der Stöcke vom Freiland ins Gewächshaus erreicht worden. Mit Hilfe der Versuchsanordnung nach Abb. 2 gelingt es, die Sekretionstätigkeit ganz unabhängig vom jeweiligen Temperaturzustand der Pflanze zu erfassen. Für *Oenothera* ergaben sich ähnliche Befunde, wie sie in Tabelle 3 zu lesen stehen. Analoge Versuche an *Tropaeolum* und *Borago* erbrachten hiermit übereinstimmende Resultate.

Temperaturbedingte Veränderungen in der Aktivierung von Nektarbildungsstoffen in der Pflanze können hier nicht die Ursache der mit der Blühdauer stark schwankenden Sekretionsleistung sein. Gegen diese Hypothese Barbiers spricht übrigens ganz allgemein, daß die optimalen Temperaturen der Sekretion gegenüber den Temperaturen des maximalen Wirkungsgrades der Diastase viel zu tief liegen. Ebensowenig läßt sich hier die veränderte Sekretionsleistung mit einer Temperaturabhängigkeit der Stoffwanderungsgeschwindigkeit im Sproß (Curtis) erklären.

So sehr einerseits die Nektarsekretion mit der pflanzlichen Stoffproduktion zusammenhängt, scheinen die sekretionssteuernden Momente in der Blüte, im Blühvorgang selbst begründet zu liegen.

2. Blühvorgang und Nektarsekretion

Nach Wolff stellt die Nektarausscheidung eine Folgeerscheinung der reichlichen Ansammlung von Nährstoffen in den Blüten und der hier stattfindenden Stoffwechselprozesse dar. Frey-Wyssling (1933, 1935, 1949) sieht die Ursachen der Sekretion der floralen und extrafloralen Nektarien in einer Stauung des Assimilatstromes beim Wachstumsabschluß pflanzlicher Organe. Ebenso fand Percival einen gewissen Grad von Korrelation zwischen dem Blütenwachstum bzw. der Blütenentfaltung und der Nektarsekretion. Demnach soll jede Beschleunigung jener Vorgänge dieser förderlich sein.

Tatsächlich setzt nach Fahn ein Entfernen der Korollen bei *Tecomaria* die Zuckerabsonderung herab. Laut Barbier (1951) führt eine Wegnahme der Staubgefäße bei *Eucalyptus* zu geringerer Sekretion.

Im Gegensatz hierzu stört nach KURR die Vernichtung irgendeines Teiles einer Blüte deren Nektarausscheidung nicht.

Entsprechende Versuche an *Oenothera* und *Tropaeolum* bestätigen jedoch die Richtigkeit der neueren und mit modernen Mitteln der Sekretionserfassung ausgeführten Experimente FAHNS und BARBIERS. Sie zeigen aber auch, daß es nicht gleichgültig ist, welcher Teil der Blüte vernichtet wird und zu welchem Zeitpunkt der Eingriff geschieht.

So beeinflußt eine Exstirpation der Staubgefäße aus Blüten von *Oenothera biennis* zur Zeit der Blütenöffnung die Zuckerwerte nicht, wohl aber dann, wenn die Entfernung am Morgen des der Sekretion vorausgehenden Sonnentages erfolgt:

Normal	24,1% Zucker	88,4 Zuckerwert
Stamina exstirpiert	19,0% „	64.3 „

Gegenüber den Kontrollen ergibt sich sowohl im Zuckerwert als auch in der Nektarkonzentration ein beachtlicher Rückgang. Bemerkenswert ist die Parallele zur Temperaturabhängigkeit der Saftausscheidung: Als wirkende Temperatur kam ebenfalls jene des der Blütenöffnung vorausgehenden Sonnentages besonders in Frage.

Tabelle 9

	Gesamtzucker 10 Blüten		Blühdauer	Zuckerwert
	mg	%	Tage	
Normal	152,0	35,6	3,5	43,5
Ohne Krone .	148,2	38,0	3,5	42,3
Ohne Stamina .	60,3	24,4	2,5	24,4

Bei *Tropaeolum majus* vermindert sich die Sekretion, wenn die Staubgefäße bei der Anthese der Blüte entfernt werden. Ähnlich wie bei *Oenothera* bleibt auch hier eine Zerstörung der Kronblätter unwirksam. Die Verhältnisse zeigt Tabelle 9. Neben den stark reduzierten Gesamtzuckermengen und Zuckerwerten geht, entsprechend den Befunden an *Oenothera*, auch die Nektarkonzentration zurück. Außerdem fällt hier eine erhebliche Verkürzung der Blühdauer auf. Ihr entspricht aber keine erhöhte Sekretionsleistung. Nicht die kürzere oder längere Blühdauer als solche bestimmt das Sekretionsgeschehen, sondern die in den unterschiedlichen Lebenszeiten *mehr oder weniger intensiv ablaufenden Stoffwechselprozesse in einzelnen Blütenorganen*. Daß hierfür nicht immer die Stamina in Frage kommen, zeigen die Versuche FAHNS an *Tecomaria*. Es ergibt sich überdies aus der örtlichen Verteilung der Nektarien, die allen Blütengliedern zugeordnet sein können (GOEBEL).

Innerhalb der Stoffwechselprozesse scheint die Atmung eine Rolle zu spielen. Wenigstens deuten dies die an abgeschnittenen Blüten in stark CO_2-haltiger Luft (um 25%) gewonnenen Befunde an:

Tropaeolum	normal	32,6%	Zucker	38,2	Zuckerwert
CO_2-Konz.	erhöht	19,0%	„	16,7	„
Borago	normal	25,0%	„	12,4	„
CO_2-Konz.	erhöht	8,2%	„	1,9	„

In beiden Fällen waren die Blüten in eine 10%ige Rohrzuckerlösung eingestellt. Konzentration und Zuckerwert der behandelten Blüten liegen weit unter denjenigen der Kontrollen.

Als Lebenserscheinungen unterliegen die sekretionslenkenden Stoffwechselvorgänge der Blüte natürlich sehr dem Einfluß der Temperatur und damit auch die Sekretionstätigkeit selbst. Dem widerspricht nicht die teilweise recht auffallende Unabhängigkeit der Nektarabsonderung vom jeweiligen nächtlichen Wärmemittel; denn maßgebend war nicht dessen absoluter Wert, sondern sein Verhältnis zur Tagestemperatur. Für *Oenothera* kommt hinzu, daß die sekretionsbestimmenden Vorgänge normalerweise bereits zur Zeit der Blütenöffnung abgeschlossen sind, eine Exstirpation der Stamina hat von diesem Moment an keine Wirkung mehr. Dort aber, wo infolge sehr niederer täglicher Wärmemengen der Reifungsprozeß mit Sekretionsbeginn noch nicht beendet war (2 Tage Blühdauer) erwies sich die Intensität der Zuckerabsonderung ja auch als beeinflußbar von der Nachttemperatur.

Da aber jeder Lebensvorgang in der Blüte genauso wie die Sekretionstätigkeit selbst von der Saftzufuhr aus dem Sproß abhängt, entfallen die oben dargelegten Beziehungen zwischen Nektarsekretion, Temperatur und Stofferzeugung der Pflanze keineswegs. Letztere wirkt sicherlich als begrenzender Faktor der Sekretion. Dies tritt vermutlich dort am stärksten zutage, wo infolge intensivsten Blühablaufs die Voraussetzungen für erhöhte Sekretionsleistung gegeben sind.

3. Blühvorgang, Nektarsekretion und Saftzufuhr

Unterschiedliche Voraussetzungen in der Versorgung der Nektarien mit Bildungssäften lassen sich durch Einstellen abgetrennter Blüten in Wasser bzw. verdünnte Zuckerlösung schaffen. Versuchen von Pankratowa, v. Czarnowski (1952) und Wykes (1952a) zufolge fördert Zuckerfütterung die Nektarausscheidung.

Die Ergebnisse entsprechender Experimente an Blüten von *Tropaeolum* und *Borago* bei verschiedenen Temperaturen bringen die Tabellen 10 und 11. Die Blüten wurden kurz vor ihrer Entfaltung abgetrennt und in Wasser bzw. 10%ige Rohrzuckerlösung gestellt. Die im Blütenstiel und den Blütenorganen der „Wasserblüten" eingelagerten Reserven reichen nicht aus, um in der Wärme, trotz erheblicher Verkürzung der Blühdauer, eine wesentliche Steigerung der Sekretionsleistung zu ermöglichen. Diese tritt erst ein, nachdem

Tabelle 10. *Tropaeolum*

Temperatur °C	Gesamtzucker 10 Blüten	Blühdauer Tage	Zuckerwert
18,0	Wasser .... 71,3 mg	3,0	23,8
28,0	Wasser .... 38,3 „	1,5	23,1
18,0	10% Rz... 114,0 „	3,0	38,2
28,0	10% Rz... 100,3 „	1,8	55,6

durch genügenden Nachschub aus der Unterlage der erhöhte Stoffverbrauch in der Blüte befriedigt werden konnte.

Ähnliche Beziehungen zwischen Blühvorgang, Sekretion und Bildungssaftzufuhr zeigen sich in freier Natur nach *teilweiser Entblätterung einzelner Sprosse*. Werden von blütentragenden Pflanzenteilen die assimilierenden Blätter bis zu etwa einem Drittel der Sproßlänge entfernt, so wirkt dies sekretionsmindernd auf die zugehörigen Blüten (KENOYER, v. CZARNOWSKI 1952, WYKES 1952a). Führt man nun das Experiment über eine Reihe von Tagen hinweg, so ergibt sich ein Steigen und Fallen der Zuckerwerte mit dem Gang der Temperatur (Abb. 7, *Oenothera*, und Abb. 8, *Borago*).

Tabelle 11. *Borago*

Temperatur °C	Gesamtzucker 10 Blüten	Blühdauer Tage	Zuckerwert
13,8	Wasser .... 12,4 mg	2,2	5,6
22,0	Wasser ..... 8,2 „	1,0	8,2
13,5	10% Rz. ... 25,4 „	2,4	10,4
22,3	10% Rz. ... 22,5 „	1,0	22,5

Zwischen den Werten der teilweise entblätterten Sprosse und denjenigen der Kontrolle treten je nach Höhe der Temperatur verschieden

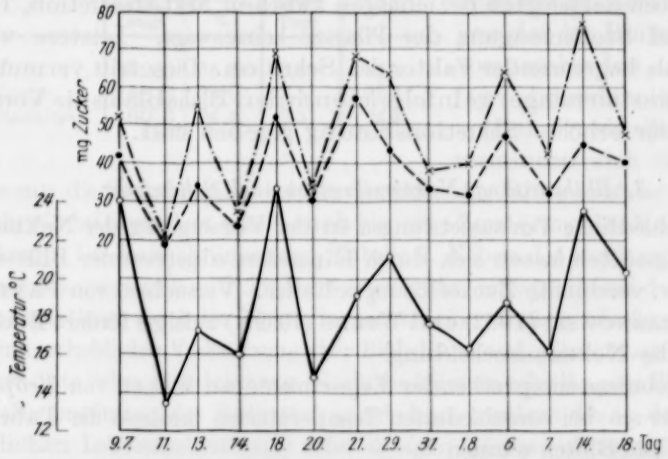


Abb. 7. Nektarausscheidung und Temperatur (*Oenothera biennis*, 9. Juli bis 18. August 1953). - - - - - Entblätterte Seitenzweige. —·—·— Kontrollen. —— Temperatur

große Abweichungen auf. Bei höheren Wärmegraden sind die Differenzen relativ größer als bei niedrigeren, und zwar deswegen, weil die Sekretionsleistung in Blüten intakter Seitenzweige energischer mit der Temperatur zunimmt als an behandelten Sprossen. Eine Hemmung der Bildungssaftzufuhr tritt also tatsächlich in der Wärme mehr in Erscheinung als in der Kälte bei langsamem Blühablauf und geringer Sekretionsleistung.

Verschiedene Saftversorgung der Blüten müßte, falls die zwischen Nektarabsonderung, Temperatur und Assimilation vermuteten

Zusammenhänge wirklich bestehen, schließlich auch mit temperaturbedingten Schwankungen in der Stofferzeugung einhergehen. Es darf demnach nicht gleichgültig sein, bei welchem Temperaturzustand der Pflanze ein Eingriff in den Blühablauf erfolgt. Entsprechende Versuche lassen sich mit Hilfe der Klimaglocke (Abb. 2) durchführen.

Bei den Versuchspflanzen (*Tropaeolum*, *Borago*) handelt es sich um Glashausexemplare, deren Aufzucht bei niederer Temperatur (11 bis 14° C) erfolgte. Das Temperaturoptimum der Sekretion liegt etwas niedriger als gewöhnlich.

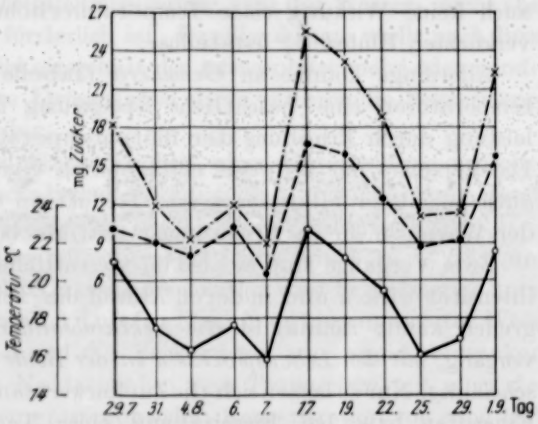


Abb. 8. Nektarausscheidung und Temperatur (*Borago officinalis*, 29. Juli bis 1. September 1953). Signaturen wie Abb. 7.

Die Wirkung einer Temperatursteigerung in Blütennähe um 10° über die Umgebungstemperatur der Pflanzen illustrieren für *Tropaeolum* die Werte der Tabelle 12. Mit der Verkürzung der Blühdauer nehmen die Gesamtzuckermengen in derselben Weise ab wie beim Temperaturanstieg, der Blüte und Sproß gleichermaßen betrifft. Davon wesentlich abweichend verhalten sich die Zuckerwerte. Während dort (Tabelle 5) eine Erhöhung der allgemeinen Lufttemperatur von 20 auf 24° C annähernd gleichbleibende Zuckerwerte lieferte und eine Weitersteigerung auf 26° ihre beginnende Verminderung zur Folge hatte, steigt die Sekretionsleistung bei einer nur die Blüte treffenden Temperaturerhöhung stark an. Unter Bedingungen, denen normalerweise maximale Sekretion an Gesamtzucker entspricht, läßt sich also die Absonderungsleistung besonders stark heben. Die in Tabelle 13 vereinigten Befunde an *Borago* bestätigen dies nochmals. Auch hier läßt sich die überraschend gute Sekretionsleistung bei hohen Temperaturen

Tabelle 12

Temperatur °C	Gesamtzucker 10 Blüten	Blühdauer Tage	Zuckerwert
17,5	normal ... 176,0 mg	4,0	44,0
27,0	Glocke.... 120,5 „	2,0	60,3
26,0	(Tabelle 5).. 86,7 „	2,3	37,7

Tabelle 13

Temperatur °C	Gesamtzucker 10 Blüten	Blühdauer Tage	Zuckerwert
14,0	normal .... 35,7 mg	3,0	11,9
24,0	Glocke..... 18,2 „	2,0	9,1
17,5	normal .... 46,8 „	2,0	23,4
28,0	Glocke..... 37,0 „	1,1	33,7

in Blütennähe beobachten, aber nur dann, wenn der Wärmezustand der Pflanze die allgemeinen Lebensprozesse begünstigt. Andernfalls (14° C) bleibt der normal gemessene Zuckerwert niedrig. Es ist dann auch keine Wirkung einer Temperaturerhöhung in Blütennähe (trotz verkürzter Blütezeit) feststellbar.

Allerdings konnte an *Oenothera* (Tabelle 3) bei niederen Außentemperaturen eine beachtliche Steigerung der täglichen Sekretionsleistung durch Erhöhung der Blütentemperatur hervorgerufen werden. Die Versuche mit teilweise entblätterten Sprossen beweisen aber, daß auch bei dieser Pflanzenart eine Reduktion der Bildungssaftzufuhr in der Wärme mehr in Erscheinung tritt als bei kühler Witterung.

Zwei Vorgänge sind es also im wesentlichen, die auf die Sekretionsintensität wirken und in deren Ablauf die Temperatur verändernd eingreifen kann: Einmal ist *die Nektarabsonderung eine* mit dem Blühvorgang, *mit den Lebensprozessen in der Blüte aufs engste gekoppelte Erscheinung.* Nur so lassen sich die Zuckerwertsänderungen nach operativen Eingriffen bzw. bei Einschaltung einer Temperaturdifferenz in den Wärmezustand von Blüte und Pflanze erklären. Zum andern *begrenzt die Stofferzeugung in der Pflanze die Auswirkungen jener Zusammenhänge auf die Sekretionsleistung.* Jede Art von Hemmung der Assimilationstätigkeit, sei sie nun hervorgerufen durch Licht- oder CO_2-Entzug, sei es infolge Entblätterung nektarientragender Sprosse, oder sei es auch durch ungünstige Temperaturverhältnisse, sistiert die Sekretion. Umgekehrt führen — in Bestätigung einer Vermutung AGTHES — günstige Assimilationsbedingungen im Verein mit erhöhtem Stoffumsatz in der Blüte zu Höhepunkten in der Zuckerausscheidung.

Die Stofferzeugung steigert aber nicht von sich aus die Sekretionsintensität, sondern schafft nur ihre substantiellen Voraussetzungen. Es ist somit verfehlt, in der Nektarabsonderung ausschließlich ein Ventil für überschüssige Assimilatbildung im Sproß zu sehen, das je nach Umfang derselben und Lebensdauer des „Ventils" mehr oder minder große Mengen an Zuckersaft ausscheidet. Deshalb konnten auch die unter der Voraussetzung einer Sekretionssteigerung in der Einzelblüte durch Erhöhung der Assimilationstätigkeit angestellten Düngungsversuche nicht den gewünschten Erfolg bringen.

Im Zusammenhang mit den Betrachtungen über die angeblich unterschiedliche Abhängigkeit der Nektarsekretion verschiedener Pflanzen von der Temperatur zeigte sich teilweise eine deutliche Beeinflußbarkeit durch andere Witterungsfaktoren. Hierauf soll nun näher eingegangen werden.

C. Der Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf die Nektarproduktion

Nach BONNIER und HAUPT vermehrt erhöhte Luftfeuchtigkeit das Sekretvolumen, während die ausgegebene Zuckermenge annähernd

konstant bleibt. Übereinstimmend mit PFEFFER vermuteten beide Autoren als Ursache eine starke Transpirationshemmung. Auch KENOYER führte die in feuchter Luft vorgefundenen geringen Nektarkonzentrationen darauf zurück, daß Feuchtigkeitssteigerung zwar der Wasser-, nicht aber der Zuckerausscheidung förderlich ist. Darüber hinaus stellt nach BONNIER die je nach Feuchtigkeitsgehalt der Atmosphäre mehr oder minder intensive Evaporation des Drüsensaftes einen weiteren die Sekretmenge beeinflussenden Faktor dar.

Damit ergab sich die Notwendigkeit einer Entscheidung zwischen physiologischer und physikalischer Wirkung der Luftfeuchtigkeit. Beide Wirkungsmöglichkeiten fanden in der Folgezeit ihre Vertreter.

BEUTLER (1929, 1930) stellte bei Versuchen mit *Borago*, *Ruta* und *Tropaeolum* fest, daß sich Nektarkonzentration und Sekretmenge unter den Bedingungen variierender Luftfeuchten in entgegengesetzter Weise ändern und dementsprechend die Zuckerwerte nur wenig schwanken. Außerdem erwiesen sich Nektarproben von *Tropaeolum* mit einer den natürlichen Gegebenheiten entsprechenden Konzentration von rund 48% im wasserdampfgesättigten Raum als sehr hygroskopisch. Der große Nektargehalt der Pflanzen bei feuchtem Wetter konnte demnach nicht einer Wirkung desselben auf die Hydratur der Pflanzen zugeschrieben werden, sondern dürfte einer nachträglichen Verdünnung des Sekrets infolge der hygroskopischen Eigenschaften der gelösten Zucker entstammen.

Im Gegensatz dazu bejaht OSTASHENKO (1928) einen Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf die Sekretionsintensität der Pflanzen. Xerophile Formen *(Echium)* würden auch dann noch sezernieren, wenn feuchtigkeitsliebende Arten *(Melilotus, Trifolium)* wegen zu großer Trockenheit keine Spur von Nektar mehr zeigen. Befunden von ANDREJEW zufolge ließen sich zur letzteren Gruppe auch die Linden rechnen, da für deren Nektarbildung trocken-heißes Klima ungünstig sein soll. Über eine große Bedeutung der Verdunstungskraft der Atmosphäre für die Sekretionsintensität der Pflanzen berichten weiterhin SPRINGENSGUTH, BARBIER (1951, 1952) und v. CZARNOWSKI (1952). Laut BARBIER (1952) soll bei niederer relativer Feuchtigkeit (um 30%) der Saftstrom aus *Eucalyptus*-Blüten ganz versiegen, weil jetzt die Transpiration das in der Pflanze verfügbare Wasser für sich beansprucht.

Anscheinend gibt es neben Arten, die keine direkte Abhängigkeit ihrer Sekretionstätigkeit vom Feuchtigkeitsgehalt der Luft erkennen lassen, auch solche, deren Nektarabsonderung irgendwie mit der Luftfeuchtigkeit zusammenhängt. Ob die Grenze zwischen beiden parallel der ökologischen Einteilung in xerophile und hygrophile Arten verläuft, ist ohne Kenntnis der physiologischen Beziehungen zwischen Luftfeuchte und Nektarsekretion nicht zu entscheiden.

Im Verlauf entsprechender Erörterungen spielt die mittlere Höhe der Nektarkonzentration einer Art eine maßgebliche Rolle. Die Ansichten darüber, inwieweit es sich hier um eine artspezifische Größe handelt, gehen sehr auseinander. Da ohne Kenntnis der Art und Weise nachträglicher Veränderungen des Nektars Aussagen über die mittlere Höhe und Variationsbreite seiner Zuckerkonzentration schwierig sind, erweist sich zunächst eine Betrachtung solcher Vorgänge als notwendig.

Soweit nicht anders angegeben, beziehen sich die ermittelten Werte auf Versuchstemperaturen von 18—20° C. Desgleichen wurde bei Experimenten mit ganzen Pflanzen die Bodenfeuchtigkeit auf einer der Nektarsekretion günstigen Höhe gehalten (55—65% der Kapazität). Die zum Vergleich gestellten relativen Luftfeuchten sind Durchschnittswerte pro Sekretionszeit.

I. Die postsekretorischen Wirkungen der Luftfeuchtigkeit

Hierunter fallen alle Veränderungen in Menge und Konzentration des Nektars durch Verdunstung des Lösungswassers oder Kondensation von Wasserdampf nach erfolgter Sekretion. Es hat sich eingebürgert, Richtung und Ausmaß solch postsekretorischer Verschiebungen allgemein vom Grad der Luftfeuchtigkeit, der Konzentrationshöhe und der Art der Aufbewahrung des Nektars in den Blüten, seiner „Bergung" also, abhängig zu sehen. Dies führt jedoch oft zu Widersprüchen.

Nach A. WILSON, v. PLANTA, CZAPEK, RADTKE, sowie PARK (1928) und DAUMANN (1928, 1931) stellen die verschiedenen Blütennektare eine in ihrer Zusammensetzung wechselnde Lösung im wesentlichen von Fructose, Glucose und Saccharose dar. Das ergaben insbesondere auch Befunde von BEUTLER (1930), FAHN und WYKES (1951, 1952b, 1953). Berichten von AUFRECHT, KNOLL (1928), WEBER und ZIMMERMANN (1953) zufolge finden sich Invert- und Rohrzucker auch im Drüsensekret extrafloraler Nektarien.

Die Dampfdrucke solcher Lösungen können, der ungleichen Molekulargewichte der bei verschiedenen Arten in wechselnden Proportionen auftretenden Mono- und Disaccharide wegen, trotz übereinstimmender Zuckerprozente weitgehend differieren. Gelegentlich ändert sich das Verhältnis der anwesenden Zucker sogar innerhalb der sezernierenden Phase ein und desselben Nektariums (ZIMMERMANN 1954, FREY-WYSSLING u. ZIMMERMANN). Zur Erklärung der Unterschiede in den postsekretorischen Verdünnungs- oder Verdunstungsvorgängen verschiedenartiger Nektare genügt deshalb die Kenntnis der Konzentrationen nicht. Hier geben nur die osmotischen Werte der betreffenden Sekrete Auskunft über die Art der bei gegebener Luftfeuchte erfolgenden Konzentrationsverschiebung.

Ebenso lassen sich die Zusammenhänge zwischen Luftfeuchtigkeit und Nektaraufbewahrung stets dann auf keinen gemeinsamen Nenner bringen, wenn wir verschiedene Pflanzenarten betrachten. SPRENGEL führte den Begriff der „Bergung" in die Literatur ein. Seine Erkenntnisse über den Wert schützender Blüteneinrichtungen gegenüber Verdunstungsvorgängen oder einfallendem Regen wurden in der Folgezeit durch BONNIER, HALLERMEIER, BEUTLER (1930), BOETIUS, FAHN und BARBIER (1951) sehr erweitert und gelten im Prinzip auch heute noch.

Je nach Art der bergenden Blüteneinrichtungen sind die Witterungseinflüsse auf den in der Blüte gespeicherten Nektar verschieden stark. Naturgemäß treten in Blüten mit geschlossenen Nektarien Fälle von extremer Verdünnung bzw. Eintrocknung viel seltener auf als in solchen, deren Sekret frei dem Zutritt der Luft ausgesetzt ist (BEUTLER 1930, KLEBER, BEUTLER u. SCHÖNTAG). Auch schwanken hier die Nektarkonzentrationen mehr als dort (PARK 1929, BEUTLER 1930, KLEBER, BOETIUS, FAHN).

Tabelle 14

Art	Luftfeuchten %	Mittlere Konzentrationsdifferenzen Zucker %	Nektar je Blüte und Tag mg
Fritillaria imperialis . .	60 und 99	5,6	210,0
Hemerocallis fulva . . .	72 und 93	3,9	64,9
Borago officinalis . . .	65 und 93	28,9	5,8
Salvia splendens . . .	61 und 96	8,0	20,0
Salvia sclarea	65 und 89	25,5	1,3
Lamium album	65 und 95	22,0	2,4

Das stimmt aber nicht immer. Wie die Tabelle 14 zeigt, sind feuchtigkeitsverursachte Konzentrationsschwankungen des Zuckersafts von *Fritillaria* (BEUTLER 1929, 1930, AGTHE) oder *Hemerocallis* stets bedeutend geringer als solche von *Borago*, deren Nektar sicherlich nicht als minder gut geborgen gelten dürfte. Analoge Verhältnisse treten innerhalb verschiedener Labiatenarten, also wiederum unter recht übereinstimmenden Voraussetzungen der Bergung, zutage. *Salvia splendens* weist gegenüber *Salvia sclarea* oder *Lamium album* einen wesentlich engeren Schwankungsbereich der Nektarkonzentrationen auf.

Da in allen Fällen nicht absolute Werte, sondern nur Vergleiche von Differenzbeträgen zur Beurteilung vorliegen, können die in den betreffenden Sekreten mit verschiedenen Anteilen vertretenen Zucker unberücksichtigt bleiben. Woher stammen aber sonst diese der allgemeinen Ansicht über das Verhalten von geborgenem und ungeborgenem Nektar widersprechenden Daten?

Sie beruhen auf einer kritiklosen Anwendung der aus dem Bereich der Blütenbiologie kommenden Klassifizierung der Nektarblumen je nach Zugänglichkeit ihres Sekretes (H. MÜLLER) auf Vorgänge physikali-

scher Art. Bei einem gegebenen Feuchtigkeitsgehalt der Luft wird jedoch die in einer bestimmten Zeiteinheit sich einstellende Konzentration vom *Verhältnis der reagierenden Oberfläche zum Nektarvolumen* abhängen. Aus diesem Grunde müssen auch zwischen Pflanzen mit annähernd gleich gut geborgenem Nektar, aber verschiedenen Oberflächen-Volumenverhältnissen der Sekrete sehr unterschiedliche Konzentrationsschwankungen auftreten. Sie werden um so geringer sein, je größer die Nektarmengen sind und je weniger deshalb die Sekretionszeiten zur vollständigen Angleichung der Konzentrationen an den Feuchtigkeitsgehalt der umgebenden Luft ausreichen (Tabelle 14: *Fritillaria*, *Hemerocallis*, *Salvia splendens*). In diesen dynamischen Vorgängen liegen vorzugsweise die Ursachen für die von Art zu Art variierende Breite der feuchtigkeitsbedingten Konzentrationsschwankungen, nicht so sehr in den morphologisch bedingten, also rein statischen Gegebenheiten der Aufbewahrung der Nektare in den Blüten.

Die in der Literatur mitgeteilten Konzentrationswerte verschiedener Nektare entstammen nun größtenteils Bestimmungen an Sekreten, die 24 Std und länger den Einwirkungen der Luftfeuchtigkeit ausgesetzt waren. Diese Werte schwanken je nach Pflanzenart zwischen 8 und 70% (BEUTLER 1930, HASLER u. MAURIZIO 1951) und von 14 bis 87% (FAHN).

Innerhalb einer Art soll nach RADTKE, BEUTLER (1930, 1953), BEUTLER u. WAHL sowie BEUTLER u. SCHÖNTAG die durchschnittliche Konzentration relativ konstant und charakteristisch für die betreffende Species sein. Zur Absonderung gelangt der fertige, also bereits so weit konzentrierte Nektar, wie er bei normalen Bedingungen der Luftfeuchtigkeit in den Blüten angetroffen wird (BEUTLER 1930, BEUTLER u. SCHÖNTAG). Da der mittlere Gesamtzuckergehalt der meisten Sekrete etwa 40 bis 45% (BEUTLER 1935) beträgt, ergeben sich unter Voraussetzung eines invertzuckerhaltigen Nektars osmotische Werte von weit über 100 Atm. Ihr Zustandekommen in den Zellen der Drüsenepithelien blieb ungeklärt.

Infolge des langen Verweilens der Sekrete in den Blüten muß jedoch mit postsekretorischen Veränderungen gerechnet werden. Als Maßstab für eine allgemein gültige Abgrenzung der durchschnittlichen Nektarkonzentrationen verschiedener Arten eignen sich aber die Zuckergehalte veränderter Sekrete ebensowenig, wie umgekehrt die Wirkung der Luftfeuchtigkeit auf verschiedene Pflanzennektare nicht ausschließlich auf deren Prozentgehalt an Zucker zu beziehen war. Hier führt nur die tatsächliche Konzentration des Drüsensaftes einer Species, seine Ausscheidungskonzentration also, weiter.

II. Die Ausscheidungskonzentrationen einiger Nektare

Im Gegensatz zur Meinung von der Sekretion des „fertigen Nektars" deuten Untersuchungen von BOETIUS an, daß jeder Nektar unmittelbar

nach seiner Absonderung durch ein tieferes Zuckerprozent ausgezeichnet ist, als aus späteren Messungen hervorgeht. Diese Befunde stimmen überein mit Beobachtungen AGTHES an *Euphorbia pulcherrima*. Obwohl nach VANSELL der durchschnittliche Zuckergehalt dieses *Euphorbia*-Nektars bei 70—80% Luftfeuchtigkeit etwa 50% beträgt, dürfte seine Ausscheidungskonzentration kaum über 30% liegen. Darauf deuten Plasmolyseversuche mit Rohrzuckerlösungen hin, bei denen sich für das Sekretionsgewebe Grenzplasmolysewerte von eben dieser Höhe ergaben. Ähnliche Ergebnisse erhielten WYKES (1951) und RAW bei anderen Pflanzen und auf anderem Wege: Mehrmalige Nektarentnahmen am Tag erbrachten stets eine gegenüber einmaligen Bestimmungen verminderte Zuckerkonzentration. Da gleichzeitig die Sekretmengen sich mehrten, läßt sich diese Erscheinung auf die Einschränkung von normalerweise stattfindenden Verdunstungsvorgängen zurückführen.

Tabelle 15

Blühzeit	Luftfeuchte	Konzentrationsmittel aus 4 Proben je Tag %		Kontrollen Zucker %	
Tag	%	I	II	I	II
1.	79	34,0	31,8		
2.	76	30,0	30,0		
3.	75	21,2	23,0		
4.	72	16,8	17,0	44,6	47,2

Unter Berücksichtigung des über postsekretorische Veränderungen Gesagten lassen sich mittels kurzfristiger Zuckergehaltsbestimmungen die Ausscheidungskonzentrationen der hier behandelten Pflanzenarten verhältnismäßig gut festlegen.

Bei *Tropaeolum majus* stellt der Grund des Blütensporns das Nektarium dar. Der Nektar gilt als gut geborgen und ist laut BEUTLER (1930) und BOETIUS nur in geringem Maße den Witterungseinflüssen ausgesetzt. Die mittlere Konzentration des nach BEUTLER (1930) und WYKES (1952b) vorwiegend rohrzuckerhaltigen Drüsensaftes beträgt rund 45% (BEUTLER 1930, 1936 sowie Tabelle 5).

Daß es sich hierbei ebenfalls um bereits postsekretorisch veränderten Nektar handeln muß, zeigt die Tabelle 15. Deren Werte entstammen zwei Versuchsreihen (I, II) mit verschiedenen Pflanzen. Nektarentnahmen in Abständen von 6 Std führen gegenüber nur einmaliger Entnahme je Sekretionszeit (Kontrollen I und II) zu wesentlich niedrigeren Zuckerprozenten. Unter Berücksichtigung des mit fortschreitender Blühzeit dünner werdenden Nektars dürfte die mittlere Ausscheidungskonzentration um 27% liegen (BOETIUS 34,3% bei 22° C und 80% Luftfeuchtigkeit).

Die höheren Zuckerprozente der Kontrollen resultieren somit aus Eindickungsvorgängen. Umgekehrt können die in feuchter Luft vielfach anzutreffenden niederen Nektarkonzentrationen (26—30% nach BEUTLER 1930 und nach eigenen Befunden) nicht als Ergebnis hygro-

skopischer Verdünnung eines ursprünglich zuckerreicheren Sekrets bezeichnet werden. Dies ergibt sich auch aus den relativen Dampfspannungen entsprechender Zuckerlösungen.

In Tabelle 16 finden sich osmotische Werte und relative Luftfeuchten verschiedener Konzentrationsstufen vereinigt (nach WALTER). Die Umrechnung von Gramm Mol je Liter Lösung auf Grammsubstanz je 100 g Lösung erfolgte nach BEUTLER (1934). Bei Luftfeuchten von 90—95% dürften theoretisch die Zuckergehalte nicht unter 43% absinken. Konzentrationen der vorhin erwähnten Höhe sind nur unter der Voraussetzung verständlich, daß der Nektar bereits entsprechend dünnflüssig zur Ausscheidung gelangt.

Tabelle 16. *Relative Dampfspannung von Rohrzuckerlösungen bei 20° C*

Mol Rohrzucker je Liter Lösung	Gramm Rohrzucker je 100 g Lösung	Osmotische Werte in Atmosphären	Relative Luftfeuchte %
1,0	30,2	34,6	97,4
1,5	43,0	65,8	95,3
2,0	54,5	116,6	91,6
2,6	67,9	um 200	85,0

Gegen eine Verbindung der osmotischen Werte der Drüsensäfte mit den gemessenen Luftfeuchten ließe sich einwenden, daß diese innerhalb der Blüten möglicherweise höher ansteigen als in deren weiteren Umgebung. So berichtet STOCKER von überraschend großen Feuchtigkeitsdifferenzen auf kleinstem Raum. Ein Feuchtigkeitsgehalt von 97% und darüber, der im Freien selten und dann nur für kurze Zeit erreicht wird, wäre demnach im Blütenbereich eher möglich. Damit könnten aber Nektarkonzentrationen von weniger als 30% doch aus nachträglicher Verdünnung eines primär konzentrierter abgesonderten Sekrets resultieren.

Trennt man das drüsenführende Spornende ab und verschließt die Wunde mit Gelatine, so wird die Konzentration des zum Zeitpunkt der Operation im verbleibenden Spornteil schon gespeicherten Nektars nur vom Feuchtigkeitsgehalt der Luft bestimmt. Dieser wirkt, ebenso wie bei den unbehandelt gebliebenen Kontrollen, nur von der Blütenöffnung her. Für 80% Wasserdampf in windstiller Atmosphäre (Klimaschrank) ergeben sich folgende Werte:

Konzentration am 2. Tag 43,6%	Kontrolle 41,5%
Nektarium exstirpiert	Nektar entnommen
Konzentration am 4. Tag 63,0%	Kontrolle 33,0%

Verhindert man das Nachströmen des Nektars, dann steigt die Konzentration im Sporn in einem Maße, welches nach Tabelle 16 die Annahme grundsätzlich höherer Feuchtigkeitsgrade innerhalb der Blüten nicht rechtfertigt. Im selben Sinne stellte SPRENGEL fest, daß Blütenbildungen, die den Nektar bergen, ihn nicht vor dem Austrocknen bewahren können, da dieser ja jederzeit mit der Atmosphäre in direkter Berührung steht. Der Zuckergehalt des frisch sezernierten Drüsensaftes

muß, das belegt dieser Versuch nochmals, im Rahmen der in Tabelle 15 mitgeteilten Werte liegen.

Der Nektar von *Salvia splendens* wird, wie bei allen Labiaten üblich, von der Unterlage des Fruchtknotens her in die Kronröhre abgesondert und dort beherbergt. Wie die Tabelle 17 zeigt, darf die mittlere Ausscheidungskonzentration des Nektars mit etwa 12 bis 14% eingesetzt werden. Zwar liegen die Differenzen zwischen den einzelnen Konzentrationsstufen nahe oder innerhalb der Fehlergrenzen der Zuckergehaltsbestimmung, doch läßt sich aus den gleichlautenden Ergebnissen der beiden Versuchsreihen auch ein altersbedingter Konzentrationsrhythmus der Zuckerprozente ablesen.

Tabelle 17

Entnahme	Luftfeuchte	Zucker %		Gesamtzucker %	
Uhr	%	I	II	I	II
16	78	9,6	7,3		
20	74	12,9	11,8		
24	85	12,0	14,7		
4	75	15,4	14,0		
8	80	14,1	14,3		
12	65	10,4	—	16,5	15,8

Zwischen den Zuckerprozenten des jeweils 4 Std alten Nektars und den nach Beendigung der Ausscheidung gemessenen Gesamtkonzentrationen der Kontrollen bestehen nur geringe Unterschiede. Das Ausmaß der postsekretorischen Veränderung des Nektars hält sich bei *Salvia splendens*, entsprechend den in Tabelle 14 zusammengefaßten Befunden, im allgemeinen in recht engen Grenzen. Je nach Feuchtigkeitsgehalt der Luft beträgt die Konzentration des Drüsensaftes gegen Ende der Sekretionszeit 14—22% bei 18° C. Erst nach Sekretionsschluß können bei niederen Luftfeuchten die Konzentrationen innerhalb weiterer 24 Std bis 30% ansteigen, falls nicht Resorption von Zucker oder vorzeitiges Abstoßen der Kronröhren grundsätzlich andere Bedingungen schaffen.

Die Untersuchungsergebnisse an *Salvia* und *Tropaeolum* zeigen, daß mit fortschreitender Blütezeit die Nektarkonzentrationen sich ändern. Diese „Altersvariationen" des Zuckergehalts treten nach übereinstimmenden Befunden von Vansell, Vansell u. Watkins, Fahn, Agthe und v. Czarnowski (1953a) bei allen Blüten der bis jetzt dahingehend untersuchten Arten auf. Hierbei fällt das Maximum der Konzentration entweder mit der Blütenöffnung zusammen *(Tropaeolum)* oder es erscheint später *(Salvia)*; hierin differieren die einzelnen Pflanzenarten. Allen Blüten gemeinsam ist aber die Tendenz, gegen Ende ihrer Lebenszeit stets dünner werdenden Nektar abzusondern.

Diese Tatsachen widersprechen nach Boetius einer Artspezifität der Konzentrationen. Je mehr Untersuchungen an Pflanzen einer Art vorliegen, so argumentiert der Autor, desto größer wird die Variationsbreite der Zuckerprozente, um so geringer die Möglichkeit der Abgrenzung gegenüber einer anderen Species.

Eine derartige Schlußfolgerung geht entschieden zu weit. Gewiß erwecken die Konzentrationen einzelner Altersstadien für sich allein betrachtet kaum den Eindruck eines individuellen Charakters des Nektarzuckergehalts. Noch weniger natürlich dann, wenn letzterer unter dem Einfluß variierender Luftfeuchtigkeit verschieden starken postsekretorischen Veränderungen ausgesetzt war. Daß damit tatsächlich, wie BOETIUS meinte, jedes beliebige Zuckerprozent denkbar wird, bedarf keiner weiteren Erörterung. Das schließt aber nun keineswegs aus, daß die *Ausscheidungskonzentrationen* aller aufeinanderfolgenden Altersphasen auf einem ganz bestimmten Durchschnittsniveau liegen, *einer mittleren Höhe, die sich gut von jener einer fremden Art abhebt.*

Unter normalen Bedingungen hat z. B. *Phacelia* stets einen dünnflüssigeren Nektar als *Borago* (v. CZARNOWSKI 1952). Ebenso begründet ein Vergleich der bei *Salvia* und *Tropaeolum* auftretenden Zuckerprozente die Annahme artlich verschiedener Durchschnittskonzentrationen. Die Parallelversuche der Tabellen 15 *(Tropaeolum)* und 17 *(Salvia)* besagen überdies, daß unter einigermaßen übereinstimmenden Umweltbedingungen analogen Altersstufen der Blüten stets ähnliche Nektarzuckergehalte zukommen. Entsprechendes kann auch den Befunden BOETIUS, FAHN und v. CZARNOWSKI (1953a) entnommen werden. Der Verlauf der Konzentrationskurven des Nektars artgleicher Blüten über die verschiedenen Blühstadien hinweg divergiert also im allgemeinen nur wenig.

Dieser Sachverhalt erlaubt es, von einer charakteristischen mittleren Konzentrationshöhe einer Art zu sprechen. Insofern kann die Auffassung RADTKEs und BEUTLERs von der Artspezifität des Nektarzuckergehalts als bestätigt angesehen werden. Es ist aber stets zu berücksichtigen, und hier erweisen sich die Altersvariationen als ein diese Auffassung erweiterndes, nicht ihr entgegenstehendes Argument, daß durchschnittliche Ausscheidungskonzentrationen nur das Ergebnis einer *Zusammenfassung unterschiedlicher Einzelwerte* darstellen.

Die Ergebnisse weiterer Untersuchungen über die Höhe der mittleren Ausscheidungskonzentrationen finden sich in der Tabelle 18 vereinigt. Die angegebenen Zuckerprozente sind, wie bei den vorhergegangenen Erörterungen, stets Durchschnittswerte aus mehreren Versuchen mit jeweils einer größeren Zahl von Blüten. Sie gelten ferner nur innerhalb der Grenzen des Untersuchungsbereichs der Temperatur (18—20° C) und der Luftfeuchtigkeit (70—90%), nicht etwa auch für extreme Werte, da bei größeren Witterungsschwankungen primäre Änderungen der Konzentrationen vermutet werden müssen. Inwieweit die zum Vergleich herangezogenen, aus der Literatur entnommenen Werte diesen äußeren Bedingungen nahekommen, war den betreffenden Arbeiten der oft fehlenden meteorologischen Daten wegen nicht zu entnehmen.

Der Zuckergehalt des frisch sezernierten Nektars geht in allen untersuchten Fällen nicht über den Rahmen der Phloemsaftkonzentrationen hinaus, die je nach Pflanzenart von ROUSCHAL mit 5—20%, von FREY-WYSSLING (1950) mit 20—30% angegeben wurden. Hierin liegt eine weitere Bestätigung dafür, daß der Nektar seinem Ursprung nach Siebröhrensaft vorstellt.

Tabelle 18

Pflanzenart Autor	Ausscheidungskonzentration (Mittel) %	Konzentration postsekretorisch verändert (Mittel)
Borago officinalis	um 27	um 50 %
BOETIUS	bis 31,5	43,8%
WYKES (1953)	um 26	—
BEUTLER (1930)	—	über 50 %
Echinops sphaerocephalus	24—36	um 40 %
KLEBER	—	25—51 %
Eucalyptus globulus	—	—
BARBIER (1952)	—	18,5 (71% Luftfeuchte)
	—	14,2 (91% Luftfeuchte)
Fritillaria imperialis	—	—
BEUTLER (1930)	—	8,6%
AGTHE	—	5 %
ARMBRUSTER (1921)	—	5,7%
Hemerocallis fulva	um 19	23,7 (max.)
Oenothera biennis	um 23	28,2%
Salvia sclarea	22—26	40,3%
Salvia splendens	12—14	18,0%
Trifolium pratense	—	—
WYKES (1953)	20—25	—
BEUTLER (1930)	—	22,6%
BOETIUS	—	33—36 %
Tropaeolum majus	um 27	48,3%
BOETIUS	34,3	—
BEUTLER (1936)	—	um 45 %

Bislang schien ja der Widerspruch zwischen den Konzentrationen der Siebröhrensäfte einerseits und den bedeutend höheren durchschnittlichen Nektarzuckergehalten andererseits unüberbrückbar. Dies um so mehr, als nach den Ergebnissen der Fütterungsversuche an abgetrennten Blüten (RADTKE, PANKRATOWA, AGTHE, v. CZARNOWSKI 1952 und WYKES 1952a) angenommen werden muß, daß die Nektarien selbst, ähnlich den Salzdrüsen (RUHLAND), kaum irgendwelche Einengungsarbeit leisten. Ebenso entfallen nun auch die Voraussetzungen für die gleichfalls offen gebliebene Frage, wie Zuckerlösungen der üblichen hohen Konzentrationen im Zellverband der Drüsen entstehen und frei beweglich bleiben können!

Nun fand allerdings SCULLEN (1940, 1942) an *Epilobium angustifolium* und *Trifolium hybridum* bei Konzentrationsbestimmungen in nur

halbstündigen Abständen Zuckergehalte bis zu 65 bzw. 55% im Nektar (Sekretentnahmen über den Honigmagen der Bienen). Doch handelt es sich hier trotz der kurzen Intervalle nicht mehr um reine Ausscheidungskonzentrationen. Die jeweils anstehenden außerordentlich geringen Sekretmengen (*Epilobium* nach BEUTLER 1936 0,54 mg, verschiedene Kleearten nach BEUTLER u. SCHÖNTAG, BOETIUS 0,10—0,90 mg je Tag!) dürften bei den sehr niederen Luftfeuchten von 30—40% auch in kürzester Zeit bereits beträchtliche Eindickung erfahren haben. SCULLEN fand dann auch bei einer Feuchtigkeit von 85% wesentlich tiefer liegende Konzentrationen (25% Zucker bei Epilobium).

Im Gegensatz zu Nektarkonzentration und Sekretmenge sind die Zuckerwerte von postsekretorischen Veränderungen weitgehend unabhängig. Sie sollen deshalb vornehmlich zur Auswertung der über die Wirkung der Luftfeuchtigkeit auf das Sekretionsgeschehen selbst angestellten Versuche dienen:

III. Luftfeuchtigkeit und Sekretionstätigkeit

In der Tabelle 19 stehen die von verschiedenen Pflanzenarten an Tagen gleicher Temperatur und Bodenfeuchtigkeit, aber unterschiedlichem Feuchtigkeitsgehalt der Luft gewonnenen täglichen Zuckermengen zum Vergleich. Mit Ausnahme von *Salvia splendens* weisen alle untersuchten Pflanzen in niederer und hoher Luftfeuchtigkeit annähernd

Tabelle 19

Pflanzenart Autor	Luftfeuchte %	Nektar mg	Nektar %	Zuckerwert
Borago officinalis	65	2,8	56,3	15,8
	87	4,2	37,8	16,1
BEUTLER (1930)	normal	2,4	68	1,6 (1 Blüte)
	luftnaß	4,1	42	1,6 (1 Blüte)
Echinops sphaerocephalus	69	3,4	57,8	19,8
	90	6,8	30,7	21,1
Salvia sclarea	65	0,6	53,5	3,2
	89	1,3	28,0	3,7
Salvia splendens	62	9,9	22,3	22,0
	92	21,8	17,3	37,7
Tropaeolum majus	68	6,9	49,4	34,2
	87	10,8	31,3	33,6
BEUTLER (1930)	normal	4,7	46,7	1,9 (1 Blüte)
	luftnaß	6,6	29,7	2,3 (1 Blüte)
Oenothera biennis	68	16,3	37,8	61,6
	92	22,7	27,8	63,1
Hemerocallis fulva	72	58,0	23,0	133,7
	93	71,7	19,1	135,7

gleiche Zuckerwerte auf. Dieser Befund deckt sich mit der Ansicht von der verbreiteten Unabhängigkeit der Zuckersekretion vom Feuchtigkeitsgehalt der Atmosphäre (KLEBER, BEUTLER u. WAHL, BEUTLER u.

SCHÖNTAG, BOETIUS, FAHN). Die Übereinstimmung mit den Ergebnissen der in diesem Zusammenhang von BEUTLER (1930) an *Borago* und *Tropaeolum* durchgeführten Experimente ist in der Tabelle 19 auch zahlenmäßig festgehalten.

Bei *Salvia splendens* schwanken nun, durch wechselnde Luftfeuchten beeinflußt, die Zuckerwerte sehr stark. Nach den in Tabelle 20 vereinigten Mittelwerten der im Verlauf einer Vegetationsperiode gewonnenen Einzelergebnisse steigt hierbei die Sekretionsintensität nicht gleichlaufend mit dem Wassergehalt an. Vielmehr tritt der stärkere Nektarfluß erst bei sehr hohen Luftfeuchten auf. Er läßt sich besonders gut an Tagen mit regnerischer Witterung beobachten. Ähnlich wie *Fritillaria* (AGTHE) und *Eucalyptus* (BARBIER 1951, 1952) zeigt auch *Salvia splendens* eine Abhängigkeit der Sekretionsleistung vom Feuchtigkeitsgehalt der Luft.

Tabelle 20

Luftfeuchte %	Nektar mg	Nektar %	Zuckerwert
61—53	9,9	22,3	22,0
79—81	15,8	16,5	26,4
88—96	21,8	17,3	37,7

Letztere sezerniert an Tagen mit hoher Luftfeuchtigkeit sogar einen etwas konzentrierteren Nektar als in trockenerer Luft (Tabelle 20). Dagegen sprechen auch die bei 60% relativer Feuchtigkeit vorgefundenen höheren Konzentrationswerte nicht, da es sich hierbei um nachträglich eingedickten Nektar handelt. Zusammen mit der Tatsache des bei hohem Feuchtigkeitsgehalt der umgebenden Luft vermehrt abgeschiedenen Zuckers kann dieser Umstand dahingehend ausgelegt werden, daß *Salvia splendens* erst an solchen Tagen unter optimalen Bedingungen Nektar produziert.

Der Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf das Sekretionsgeschehen verschiedener Pflanzen läßt sich also auf keinen allgemein gültigen Nenner bringen. Einen Hinweis auf die Ursachen des unterschiedlichen Verhaltens geben die Nektarkonzentrationen (Tabelle 18). Es kann doch wohl kein Zufall sein, daß Arten mit feuchtigkeitsabhängiger Sekretion *(Fritillaria, Salvia, Eucalyptus)* besonders zuckerarme Nektare besitzen. Nach AGTHE ist nun die Höhe der Nektarkonzentration das nach außen hin in Erscheinung tretende Charakteristikum für eine mehr oder minder starke Beteiligung des Xylems an den die Nektarien versorgenden Leitbündeln. Je dünnflüssiger der Nektar einer Art zur Ausscheidung gelangt, desto weitgehender schließt sich das betreffende Drüsengewebe an das Xylem an. *Fritillaria* wurde dahingehend von AGTHE untersucht. Für *Eucalyptus* liegen keine Befunde vor. *Salvia splendens* hingegen weist, wie ein Längsschnitt durch das schuppenförmig dem Fruchtknoten anliegende Nektarium illustriert (Abb. 9), ähnlich der *Fritillaria* viele und auffallend weit gegen die sezernierende Oberfläche vorstoßende tracheidale Elemente auf. Ganz im Gegensatz

hierzu tritt im Nektarium von *Borago* der Anteil des Xylems gegenüber dem Phloem weit zurück (Abb. 9).

Daß zur Nektarbildung Wasser benötigt wird, und zwar bei verschiedenen Pflanzenarten in differierenden Mengen, das erklärt die Einwirkung der Luftfeuchtigkeit auf die Nektarsekretion und bildet ferner den Grund für das unterschiedliche Verhalten der Pflanzen. Nach v. CZARNOWSKI (1952) wird das von der Pflanze aufgenommene Wasser zunächst für die Transpiration verbraucht und steht erst in zweiter Linie den Nektarien zur Verfügung.

Die Nektardrüsen arbeiten demnach bei starker Transpiration nicht mehr unter optimalen Bedingungen. Die sezernierten Zuckermengen sinken ab. Sie tun das um so mehr, je *weitgehender die betreffenden Nektarien vom Xylem versorgt werden* (*Fritillaria, Salvia*).

Abb. 9. Leitbündelaufteilung im Bereich des Nektariums bei *Salvia splendens* (links) und bei *Borago officinalis* (rechts). *N* Nektarium. *C* Kronblatt. —— Xylem. - - - - Phloem. 10/1 nat. Größe

Es tritt hier derselbe Wassermangel in Erscheinung, wie bei den verschiedenen Fütterungsversuchen an Blüten oder Drüsengeweben mit Rohrzuckerlösungen. PANKRATOWA, AGTHE, v. CZARNOWSKI (1952), WYKES (1952a) beobachteten einen um so stärkeren Rückgang der sezernierten Zuckermengen, je weiter die optimalen Nährlösungskonzentrationen überschritten wurden, die entsprechend den Ausscheidungskonzentrationen der betreffenden Pflanzen verschieden hoch liegen.

Unter solchen Voraussetzungen erscheinen nun auch die beispielsweise bei *Tropaeolum* und *Borago* praktisch unverändert vorgefundenen Zuckerwerte verständlich. Der Nektar dieser Pflanzen ist relativ hoch konzentriert und ihre Nektarien dürften ähnlich jenen von *Euphorbia pulcherrima* (AGTHE) vorwiegend vom Phloem innerviert werden. Bei *Borago* dringt tatsächlich nur der Siebteil der versorgenden Leitbündel tiefer in das Drüsengewebe ein (Abb. 9).

Zwischen den beiden Extremen, den ausschließlich oder doch überwiegend phloemversorgten Nektarien einerseits und den vorwiegend durch Xylem versorgten Drüsen andererseits, gibt es viele Übergänge, denen nach außen hin mittlere Nektarkonzentrationen entsprechen (FREY-WYSSLING 1950, AGTHE). Zeigen solche Pflanzen, wie beispielsweise *Hemerocallis*, im allgemeinen mit schwankender Luftfeuchtigkeit keine Sekretionsänderungen, so ist es doch noch nicht gesagt, daß solche auch bei sehr starker Transpirationsintensität ausbleiben.

Über den *Einfluß stärkerer Luftbewegung* auf die Sekretionstätigkeit liegen wenig Mitteilungen vor. Nach Fomynich und Weprikow stört Wind die Nektarausscheidung vieler Trachtpflanzen. Barbier (1952)

Tabelle 21

Pflanzenart Witterung	Temperatur °C	Feuchte %	Nektar mg l Blüte	Nektar %	Zuckerwert
Hemerocallis fulva					
windstill . . .	21,4	73	75,2	19,9	154,4
Wind	22,0	79	39,9	18,6	74,2
Trifolium pratense					
Windstill . . .	27,8	58	1,27	—	0,44
Wind	28,3	52	0,40	—	0,14

fand, daß bei *Eucalyptus* die Nektarsekretion unter der Wirkung starker Luftbewegung auf die Transpiration der Pflanze zurückgeht.

Aus Tabelle 21 ergeben sich ähnliche Befunde für *Hemerocallis*. *Trifolium pratense* (Werte nach Fomynich) verhält sich hiermit übereinstimmend. Bei großen Transpirationsverlusten reagieren Pflanzen mit mittleren Nektarzuckergehalten offenbar ähnlich wie jene mit wahrscheinlich viel weiter gehendem Anschluß ihrer Nektarien an das Xylem bei normalen Transpirationsschwankungen.

Tabelle 22

Pflanzenart	Temperatur °C	Luftfeuchte %	Zuckerwert
Oenothera biennis	21,0	65—70	42,0
			46,5
			39,7
		95—98	64,5
			68,8
			66,7
Tropaeolum majus	15,5	63—66	21,7
			27,8
			22,0
Planze	16,0		um 27
Hemerocallis fulva	22,0	72—77	88,1
			148,0
			137,6
			70,2
			11,5
Pflanze . . .			um 140

Ebenfalls unter Bedingungen besonders erschwerter Wasserversorgung sezernieren Nektarien an *abgetrennten* und in Wasser gestellten *Pflanzenteilen*. Die hierbei häufig zu beobachtende Sekretionsminderung ist allerdings nicht ausschließlich Folge der im Wasserhaushalt entstandenen Defizite, sondern beruht zugleich auf verringerter Saftzufuhr. Erstere können nun durch Transpirationseinschränkung zumindest teilweise ausgeglichen werden. Entsprechende Versuche wurden mit etwa 40 cm langen Trieben von *Oenothera*, *Tropaeolum* und *Hemerocallis* im Klimaschrank angestellt (Tabelle 22).

Gegenüber den gleichzeitig, aber bei normalen Feuchtigkeitsgraden angesetzten Kontrollen sezernierten die Blüten der feucht gehaltenen

Sprosse von *Oenothera* in allen Wiederholungen größere Zuckermengen. Der Einfluß der erhöhten Luftfeuchtigkeit macht sich hier also in Form einer teilweisen Behebung der durch das Abtrennen verursachten Sekretionshemmung geltend. Dazu genügt es, wenn die Zweige erst kurz vor Sekretionsbeginn der feuchten Luft ausgesetzt werden. PANKRATOWA berichtet über ähnliche Versuche mit Blütenständen von *Lythrum salicaria*. Auch dort förderte Wasserdampfsättigung der Luft die Zuckerabsonderung.

Blüten isolierter Triebe von *Tropaeolum* sezernieren von vorneherein kaum weniger Nektar als solche, die im Zusammenhang mit der Mutterpflanze stehen. Das mit relativ hohem Zuckergehalt zur Ausscheidung gelangende Drüsensekret benötigt zu seiner Bildung eben nur wenig Wasser. Dadurch bleibt die Sekretionsintensität vom Hydraturzustand des Versuchsobjekts solange ziemlich unabhängig, bis andere Faktoren (Saftversorgung) zu irreversibler Sistierung führen.

Hemerocallis sollte sich auf Grund des wasserreicheren Nektars wie *Oenothera* verhalten. Die Tabelle 22 gibt jedoch eine andere Auskunft. Schon bei normalem Feuchtigkeitsgehalt der Luft können die Versuchsblüten ähnliche Zuckermengen sezernieren wie solche an Pflanzen. In der Regel ist dies in der zweiten und dritten der dem Eingriff folgenden Blütengenerationen der Fall und geht auf Kosten der später sich öffnenden, die sehr rasch an Größe verlieren und deren Nektarsekretion entsprechend schnell abnimmt.

Bei den von Natur aus blattlosen Stengelteilen von *Hemerocallis* reichen die aufgenommenen Wassermengen also aus, um vorübergehend normale Nektarsekretion zu gewährleisten. Das ist vornehmlich den geringen Transpirationsverlusten zuzuschreiben. Erst in Verbindung mit den transpirierenden Blättern der Pflanze lassen sich feuchtigkeitsbedingte Schwankungen der Zuckerwerte beobachten (Tabelle 21).

Diesen Beziehungen zwischen Transpiration und Nektarsekretion zufolge dürften auch die von OSTASHENKO (1928) festgestellten Unterschiede zwischen feuchtigkeitsliebenden Pflanzen und xerophilen Formen den Tatsachen entsprechen. Dabei sind Überschneidungen mit der Art der Leitbündelversorgung und der so bedingten Abhängigkeit der Sekretion vom Feuchtigkeitsgehalt der Luft denkbar. Vielleicht gehört hierher die von FELDHOFEN an einigen Crassulaceen bei erhöhter Luftfeuchtigkeit gefundene sehr starke Sekretzunahme. Vergleichsweise zeigen jedenfalls die betreffenden Nektarien (nach FELDHOFEN) einen ähnlichen Bau wie jene von *Fritillaria* (AGTHE) und *Salvia*.

Ferner ist der Gegensatz zwischen den Ansichten über den Einfluß der Luftfeuchtigkeit (physikalische oder physiologische Wirkung) nicht so sehr prinzipieller Art, sondern rührt aus Verallgemeinerungen der an einzelnen Pflanzen gewonnenen Ergebnisse her. Beide Meinungen,

sowohl jene der relativ großen Unabhängigkeit des Sekretionsvorganges vom Feuchtigkeitsgehalt der Luft (BEUTLER 1930) wie auch diese seines Einflusses auf die Nektarsekretion über die Hydratur der Pflanzen (BARBIER 1951, 1952, v. CZARNOWSKI 1952) bestehen zu Recht. Sie sind durch das unterschiedliche Verhalten verschiedener Pflanzenarten begründet.

Über alle Nektarpflanzen hinweg erstrecken sich dagegen die Einwirkungen der Luftfeuchtigkeit auf den bereits sezernierten Nektar. Die Mannigfaltigkeit der sich hierdurch ergebenden Kombinationsmöglichkeiten ist durchaus dazu angetan, physiologisch bedingte Veränderungen in Menge und Zuckergehalt des Nektars (BONNIER, HAUPT, KENOYER) vorzutäuschen. Daß gänzliche Sperrung der Wasserzufuhr zu Konzentrationsanstieg im Nektar der davon betroffenen Drüsen führen kann (v. CZARNOWSKI 1952), bleibt dagegen unbestritten. Unter dem Einfluß variierender Luftfeuchten treten solche Konzentrationsschwankungen aber nur in sehr engen Grenzen auf. Dies zeigt sich deutlich überall dort, wo postsekretorische Veränderungen der Zuckerprozente nicht die ursprünglichen Werte verschleierten *(Fritillaria, Hemerocallis, Salvia)*.

Salvia splendens ließ sogar einen geringen Konzentrationsanstieg mit steigendem Feuchtigkeitsgehalt der Luft erkennen. Vermutlich ist die Ursache hierfür in einem Zusammenhang zwischen Wasserhaushalt, Assimilation und Nektarsekretion zu suchen; denn nach HARTENBURG ist der Tagesverlauf der Photosynthese tropischer Regenwaldpflanzen eng mit ihrem Wasserhaushalt verbunden. Tatsächlich zeigte *Salvia splendens* immer dann stärkste Sekretion, wenn sehr hohe Luftfeuchten und hohe Temperaturen gemeinsam auftraten.

Weitere Untersuchungen sollen nun zeigen, inwieweit unterschiedliche Feuchtigkeitsgrade des Bodens das Sekretionsgeschehen beeinflussen.

D. Der Einfluß der Bodenfeuchtigkeit auf die Nektarsekretion

OSTASHENKO (1929), ANDREJEW sowie BEUTLER u. WAHL fanden die Sekretionsleistung verschiedener Lindenarten von feuchtem Untergrund begünstigt. Ebenso beobachteten KNOLL (1928) an *Catalpa*, DAUMANN (1930b) bei *Opuntia* und GORSKI in Gurkenblüten eine starke Sekretvermehrung nach Regentagen. Desgleichen fördert nach VANSELL gesteigerte Bodenfeuchtigkeit die Nektarsekretion von *Poinsettia*. Auch FREY-WYSSLING (1935), BOETIUS und BARBIER (1951, 1952) befürworten Beziehungen zwischen der Saftproduktion und den Feuchtigkeitsgraden des Bodens.

Neben diesen Berichten liegen eingehendere experimentelle Arbeiten vor. So setzte BEUTLER (1930) *Tropaeolum*, *Ruta* und *Borago* jeweils 24 Std einer extremen Bodenfeuchtigkeit aus. Die Befunde waren verschieden, *Tropaeolum* und *Borago* zeigten eine Vermehrung des Zuckerwertes, bei *Ruta* trat eine Verminderung ein.

FAHN untersuchte den Einfluß temporärer Austrocknung des Bodens auf die Nektarsekretion. Die Versuchsobjekte, *Antirrhinum* und *Centaurea*, erhielten erst dann wieder Wasser, als deren Blätter infolge zunehmender Bodentrockenheit Turgescenzminderungen zeigten. Der Trockensubstanzgehalt des Nektars erreichte bei beiden Pflanzen erst am zweiten Tag nach der Bewässerung wieder seinen ursprünglichen Wert. Auf die Möglichkeit einer verzögert eintretenden Wirkung gesteigerter Bodenfeuchtigkeit hatte früher schon BONNIER hingewiesen.

ANDREJEWA, GUBIN, OSTASHENKO (1929) und v. CZARNOWSKI (1953b) dagegen kultivierten ihre Versuchspflanzen über längere Zeiträume hinweg unter verschiedenen Feuchtigkeitsbedingungen, eine Behandlungsart, die nach BEUTLER (1930) und v. CZARNOWSKI zu Unterschieden in der Wuchshöhe, der Zahl und Ausbildung der Blätter sowie der Blütenzahl führte. Die Ergebnisse entsprechen also einem habituell nicht einheitlichen Pflanzenmaterial:

Die Nektarmengen bei *Trifolium pratense* sind ANDREJEWA und GUBIN zufolge dann am höchsten, wenn sich die Feuchtigkeitsgrade des Bodens in den Grenzen von 45—75% der Wasserkapazität bewegen. Die Zuckermengen sollen sich laut GUBIN ebenso verhalten.

Ähnliches fanden OSTASHENKO (1929), TSCHATSCHKOW und v. CZARNOWSKI (1953b) für *Borago*. Nach v. CZARNOWSKI steigen bei unveränderten Nektarkonzentrationen die Sekretmengen und damit auch die Trockensubstanzerträge der Einzelblüten bis zu einer Bodenfeuchtigkeit von 60% der Kapazität an. Da die Blütenzahl je Pflanze in gleicher Weise vermehrt wurde, ließ sich in den feucht gehaltenen Gefäßen eine wesentliche Erhöhung des Gesamtnektarertrages erzielen. Wenn die Wasserzufuhr das angegebene Optimum überschreitet, dann sinken die Erträge infolge Verminderung der Nektarmengen der Einzelblüten und Reduzierung der Blütenzahlen wieder ab.

Im allgemeinen sprechen diese Beobachtungen und Experimente für eine Abhängigkeit der Nektarsekretion von den Wasserverhältnissen im Boden. Doch dürfen, der unterschiedlichen Versuchstechnik zufolge (FAHN, v. CZARNOWSKI), die Befunde nicht ohne weiteres als auf gleichen Voraussetzungen beruhend angesehen werden. Die Differenzen in den Zuckerwerten der in ihrem Habitus sehr verschiedenen Pflanzen könnten ja auch andere Ursachen haben, z. B. zumindest teilweise aus dem unterschiedlichen Entwicklungszustand resultieren.

Dies soll nun zunächst untersucht werden. Weiterhin sind die Mitteilungen über eine verzögert sich einstellende Wirkung der Wasserzufuhr beachtenswert. Vielleicht ergibt sich daraus ein Hinweis auf die physiologischen Zusammenhänge zwischen Nektarsekretion und Bodenfeuchtigkeit. Schließlich ist noch denkbar, daß verschiedene Arten in ihrer Abhängigkeit von dem hier zur Diskussion stehenden Faktor recht

weit variieren. Die Befunde über die unterschiedliche Wirkung der Luftfeuchtigkeit auf die Nektarsekretion rechtfertigen diese Folgerung.

I. Die Nektarproduktion habituell verschiedener Pflanzen bei gleicher Wasserversorgung

Die Versuchspflanzen wurden bis zum Blühbeginn, ähnlich den von Gubin und v. Czarnowski (1953b) mitgeteilten Arbeitsweisen, bei unterschiedlicher Bodenfeuchtigkeit kultiviert. Die durch eine derartige Behandlungsart erzielten Differenzen in Wuchshöhe, Zahl und Ausbildung der Blätter und in der Blütenzahl zwischen trocken und feucht gehaltenen Pflanzen sind recht erheblich. Für *Borago* entsprechen sie den von v. Czarnowski veröffentlichten Befunden.

Wie aus dem nächstfolgenden Kapitel hervorgeht, ist zur Angleichung der Sekretionsintensität an veränderte Feuchtigkeitsverhältnisse des Bodens eine Übergangszeit von einigen Tagen erforderlich. Deshalb wurde bereits 8 bis 10 Tage vor Beginn der Nektarentnahmen die Wasserzufuhr so geregelt, daß von diesem Zeitpunkt an in sämtlichen Vegetationsgefäßen eine mittlere Bodenfeuchtigkeit (60%) herrschte.

Tabelle 23

Pflanzenart	Höhe in cm	Zuckerwert	Blütenzahl (Verhältnis)
Borago officinalis . .	23	18,0	1:
	75	18,7	3,4
Oenothera biennis . .	58	68,2	1:
	145	73,4	3,0
Tropaeolum majus .	46	42,8	1:
(Ausläufer) . . .	125	35,6	3,2

Die in Tabelle 23 zusammengefaßten Ergebnisse stellen Mittelwerte dar, errechnet aus je zwei Versuchsreihen pro Pflanzenart mit stets mehreren aufeinanderfolgenden Blütengenerationen (20° C).

Bei *Borago* sind die Zuckerwerte nahezu gleich. *Oenothera* und *Tropaeolum* weisen zwar Differenzen auf, die Zuckerwerte verschieben sich bei ersterer zugunsten der größeren Exemplare, zu deren Ungunsten bei *Tropaeolum*. Doch halten sich diese Unterschiede in Grenzen, die, wie in weiteren Versuchen gezeigt werden kann, bei Änderungen in der Wasserversorgung allgemein weit überschritten werden.

Die Anzahl der Blüten hängt, übereinstimmend mit den Befunden v. Czarnowskis, mit der Größe der Versuchsobjekte zusammen. Eine kurzzeitige Erhöhung des Wasserreichtums im Boden bringt deshalb so lange keine bedeutende Vermehrung der Blüten der in Trockenkultur gezogenen Pflanzen, wie ihr Habitus nicht wesentlich verändert wird. Folglich bleibt auch die gesamte, von allen Blüten einer solchen Pflanze während der Versuchszeit abgeschiedene Nektarmenge niedrig. Bezogen auf *gleiche* Blütenzahlen aber zeigen sich, unter Voraussetzung konstanter Bodenfeuchtigkeit, *keine grundsätzlichen Differenzen* zwischen den Zuckerwerten der verschieden vorbehandelten Pflanzen.

Demnach lassen sich die durch v. CZARNOWSKI ermittelten Schwankungen in der Zuckerproduktion der Durchschnittsblüte nicht auf eine, durch die variierende Wasserversorgung bedingte, ungleichartige Ausbildung der Versuchsobjekte zurückführen. Im Prinzip dürfte dieses auch auf die von OSTASHENKO, ANDREJEWA und GUBIN gemachten Erfahrungen zutreffen, wenngleich diese, der fehlenden Konzentrationsangaben wegen, recht vorsichtig zu beurteilen sind.

Der experimentelle Nachweis eines Einflusses des Bodenwassergehaltes auf die Nektarproduktion der Einzelblüte kann somit als erbracht angesehen werden. Es frägt sich nun, wie kurzfristig wechselnde Wasserversorgung auf die Sekretionstätigkeit verschiedener Pflanzenarten wirkt.

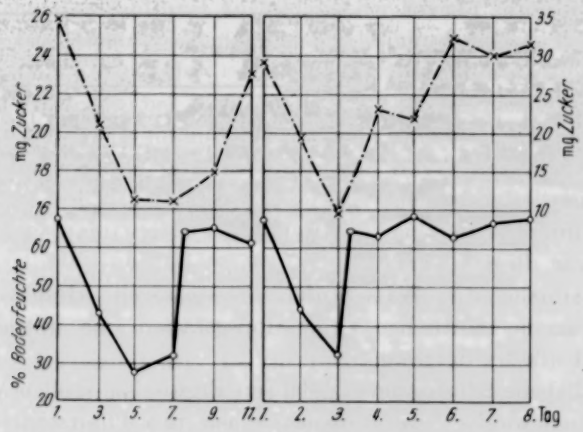


Abb. 10. Nektarausscheidung und Bodenfeuchte. Links: *Borago officinalis*. Rechts: *Salvia splendens*. —·—·— Zuckermenge. ——— Bodenfeuchte

II. Die Wirkung wechselnder Bodenfeuchtigkeit

Hier bieten Gewächshausversuche die Möglichkeit, mit Ausnahme des zu prüfenden Faktors alle übrigen, wie insbesondere Temperatur- und Luftfeuchtigkeit, wenigstens in engen Grenzen konstant zu halten. Die Versuchstemperaturen betrugen, entsprechend den optimalen Sekretionsbedingungen, für *Salvia splendens* rund 18° C, für die anderen Arten 20—22°. Die Luftfeuchten lagen um 80%.

Der Wassergehalt des Bodens änderte sich kontinuierlich im Verlauf einer Reihe aufeinanderfolgender Tage. Ausgehend von vorzüglicher Wasserversorgung (65% der Kapazität) erniedrigten sich durch kurzzeitigen Wasserentzug die Feuchtigkeitsgrade auf ungefähr 30%. Dann wurde so viel Wasser zugegeben, daß die Bodenfeuchtigkeit in den Vegetationsgefäßen wieder bis zu den Ausgangswerten anstieg. Da bei Welkebeginn der Wassergehalt des Bodens nur um einige Prozent gegenüber

dem turgeszenten Zustand der Pflanzen verringert ist (BACHMANN), und die in den Versuchen erreichte Bodentrockenheit nahe dieser Grenze liegt, ließ es sich nicht vermeiden, daß verschiedentlich Pflanzen vorübergehend anwelkten. Solche Versuchsreihen wurden, mit Ausnahme eines Beispiels, nicht weiter berücksichtigt.

Die auf Grund dieser Behandlungsart gewonnenen Resultate finden sich in Abb. 10 und 11 zusammengestellt. Bei *Borago officinalis* gehen die Zuckermengen der Einzelblüten mit zunehmender Bodentrockenheit zurück (Abb. 10, links). Nach Bewässerung steigen sie nur langsam an und erreichen erst 4 Tage später ihre ursprüngliche Höhe wieder. In ähnlicher Form verlief auch die weitere Versuchsreihe mit *Salvia splendens* (Abb. 10, rechts) sowie das erste Experiment mit *Oenothera biennis* (Abb. 11).

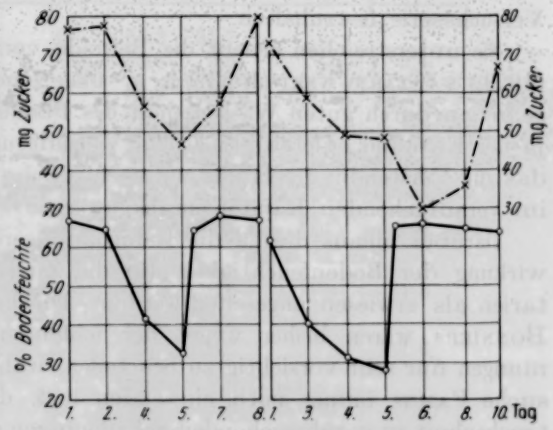


Abb. 11. Nektarausscheidung und Bodenfeuchte. Zwei Versuchsreihen mit *Oenothera biennis*. Signaturen wie Abb. 10

Während also das Absinken der Zuckersekretion mit anwachsender Bodentrockenheit ziemlich rasch eintritt, zeigt sich der Einfluß der nach temporärer Austrocknung des Untergrunds erhöhten Bodenfeuchtigkeit überall erst einige Zeit später in vollem Ausmaß. Dies ist allgemein um den 3. bis 4. Tag nach der Wiederherstellung der anfänglichen Wasserversorgung der Fall.

Im Prinzip zwar gleichartig, verschieden jedoch in Größe und Dauer der Zuckerwertsminderung, verlaufen jene Behandlungsweisen, bei denen die Austrocknung des Bodens bis zum Welken der Versuchspflanzen fortschreitet. Das zweite Experiment mit *Oenothera* (Abb. 11 rechts) sagt hierüber Näheres aus. Das Minimum der Zuckermengenkurve liegt nicht nur bedeutend tiefer als im Parallelversuch (Abb. 11 links), es tritt auch erst, übereinstimmend mit den Angaben FAHNS über *Antirrhinum* und *Centaurea*, ungefähr 24 Std nach der Erhöhung des Bodenwassergehalts auf. Ihre Wirkung auf die Nektarsekretion macht sich nach FAHN am zweiten Tag, bei *Oenothera* am dritten Tag bemerkbar, während im Gegensatz zum ersten Versuch hier 6 Tage vergehen, ehe die Zuckerwerte wieder die einer guten Wasserversorgung entsprechende Höhe erreicht haben.

Wie gerade das Beispiel *Oenothera* beweist, hängen der Anstiegsbeginn der Zuckerwerte ebenso wie die Tiefe ihres Minimums und damit auch ihre Schwankungsbreite nicht allein von der Dauer, sondern auch vom Ausmaß der Bodentrockenheit ab. Ähnliches meinten vermutlich FOMYNICH und OSTASHENKO (1928), als sie dem Wassergehalt des Bodens vor einem Regenfall eine Wirkung auf die Nektarsekretion zuerkannten.

Letztere wird, wie aus der allgemeinen Verminderung der Zuckermengen hervorgeht, von *temporärer Bodentrockenheit sistiert*. Zusammen mit der nach erfolgter Bewässerung mehr oder minder *verzögert* eintretenden erneuten Stimulierung der Zuckerproduktion der Einzelblüten sind diese Vorgänge als die wesentlichen Ergebnisse der vorliegenden Versuchsserie festzuhalten.

Sie unterstreichen erneut die Befunde von BONNIER, OSTASHENKO (1929), v. CZARNOWSKI (1953b) u. a. über eine Förderung der Nektarsekretion durch guten Wassergehalt des Bodens. Dies um so mehr, als ja der Einwand einer willkürlichen Veränderung der Ergebnisse durch das zur Verwendung gelangte unterschiedliche Pflanzenmaterial bereits im voraufgehenden Kapitel zurückgewiesen werden konnte.

Darüber hinaus dürfen die Retardationserscheinungen in der Auswirkung der Bodenfeuchtigkeit auf die Zuckerabsonderung der Nektarien als erwiesen angesehen werden. Diesbezügliche Beobachtungen BONNIERs waren bisher wegen der fehlenden Konzentrationsbestimmungen nur sehr vorsichtig zu beurteilen, während sich gegen die Versuche FAHNs immer noch einwenden ließ, daß die extreme Bodentrockenheit zu vorübergehenden Schädigungen der Pflanzen geführt hat. Solche Retardationserscheinungen treten also nicht nur als Folge eines zeitweiligen Welkezustandes auf, sondern begleiten allgemein Verbesserungen des Bodenwassergehalts. Sie bieten auch die Möglichkeit einer zwanglosen Erklärung der unterschiedlichen Versuchsergebnisse bei BEUTLER (1930). Da dort die Pflanzen nur 24 Std einer erhöhten Feuchtigkeit ausgesetzt worden waren, die Nektarmenge nach der Bewässerung dementsprechend auch nur für diesen Zeitraum ermittelt werden konnten, mußten bei ungleicher Verzögerung der Sekretvermehrung Widersprüche in den Befunden auftreten, welche die Schlußfolgerung eines verschiedenartigen Verhaltens der Versuchsobjekte nahe legten.

Inwieweit nun in der Abhängigkeit der Nektarsekretion verschiedener Pflanzenarten vom Bodenwassergehalt tatsächlich Unterschiede bestehen, darüber soll ein Vergleich der Verhaltensweisen Aufschluß geben. Allgemein lassen ja die bisher erhaltenen Befunde nicht jene grundsätzlichen Differenzen im Verhalten verschiedener Pflanzenarten gegenüber der Bodenfeuchtigkeit erkennen, wie sie die Abhängigkeit der Nektarabsonderung von der Luftfeuchtigkeit charakterisierten. Doch wäre es zumindest erstaunlich, wenn die dort so wichtige Art der Leitbündelversorgung hier keinerlei Bedeutung hätte.

III. Die Wirkung gleich großer Feuchtigkeitsdifferenzen auf verschiedene Pflanzenarten

Eine solche Gegenüberstellung liefert nur dann verwertbare Ergebnisse, wenn innerhalb einer Species mit gleichen Feuchtigkeitsdifferenzen wenigstens annähernd ähnliche Zuckerwertsschwankungen auftreten und deren mittlere Variationsbreite sich von jener einer anderen Art eindeutig unterscheidet. Wie die Tabelle 24 zeigt, sind die Unterschiede der

Tabelle 24

Pflanzenart Autor	Versuch Nr.	Bodenfeuchte %	Zuckerwert	Verhältnis
Salvia splendens	I	65,2	31,7	
		32,1	9,5	3,4
	II	63,9	33,4	
		31,7	11,2	3,0
Oenothera biennis	I	66,1	76,4	
		32,6	48,8	1.6
	II	62,5	69,4	
		27,0	29,8	2,3
Borago officinalis	I	64,5	24,8	
		29,6	16,5	1,5
	II	63,9	22,8	
		29,4	16,7	1,4
Beutler (1930)		89,4	2,0 (1 Blüte)	
		30,8	1,6 (1 Blüte)	(1,3)
v. Czarnowski (1953b)		60	18,2	
		40	10,5	(1,8)
Tropaeolum majus		65,0	42,7	
		28,6	32,1	1,3
Beutler (1930)		89,4	2,5 (1 Blüte)	
		30,8	1,9 (1 Blüte)	(1,3)

bei verschiedenen Bodenfeuchten gemessenen Zuckermengen (= Verhältniszahlen) in den Parallelversuchen an *Borago* und *Salvia* von derselben Größenordnung. Sie stimmen bei der bereits mehrfach untersuchten *Borago* auch mit den Befunden anderer Autoren überein, wobei allerdings die von Beutler (1930) gefundenen Werte, dem über Retardation Gesagten zufolge, nur als Näherungswerte anzusehen sind. Dies gilt sinngemäß auch für *Tropaeolum*.

Ein Vergleich der mittleren Zuckerwertsschwankungen ergibt eine fortlaufende Verminderung der Variationsbreiten von *Salvia* über *Oenothera* und *Borago* bis zu *Tropaeolum*. Die Abhängigkeit der Nektarsekretion einer Pflanze von der Bodenfeuchtigkeit nimmt also, ähnlich wie die Abhängigkeit von der Luftfeuchtigkeit, mit sinkendem Konzentrationsmittel des Nektars bzw. mit *wachsendem Xylemanteil* der die Nektarien versorgenden Leitbündel zu.

Übereinstimmend mit v. CZARNOWSKI (1953b) hatten bei *Borago* die verschiedenen Wassergaben auf die Höhe der Zuckerprozente keinen Einfluß. Allerdings ist, der relativ geringen Sekretmenge wegen, hier wiederum damit zu rechnen, daß primär vorhanden gewesene Unterschiede durch Angleichung der einzelnen Konzentrationen an den Feuchtigkeitsgehalt der Luft verdeckt wurden. *Salvia* und auch *Oenothera* besitzen ein wesentlich günstigeres Oberflächen/Volumenverhältnis ihrer Sekrete. Trotzdem treten auch bei diesen Arten nur geringe Zuckergehaltsänderungen auf. Das belegen die in Tabelle 25 vereinigten Konzentrationswerte der den Abb. 10 rechts und 11 rechts zugrunde liegenden Versuche. Selbst bei zeitweisem Welken der Pflanzen *(Oenothera)* zeigt sich kein bedeutenderer Konzentrationsanstieg. Bei *Salvia* gehen, parallel zu den Erfahrungen bei Lufttrockenheit, die Zuckerprozente bei Bodentrockenheit sogar zurück! Dies ist im Nektar der *Oenothera*-Blüten erst nach Wiederbewässerung der Fall.

Tabelle 25

Versuchstag	Bodenfeuchte %	Zucker in %		Bodenfeuchte %	Versuchstag
		Oenothera	*Salvia*		
1.	62,7	25,3	15,8	67,3	1.
3.	39,8	24,4	18,2	44,3	2.
5.	27,0	26,4	11,0	32,1	3.
6.	65,3	19,6	16,6	63,2	4.
8.	64,7	21,7	16,1	68,5	5.
10.	63,3	24,7	18,2	62,8	6.

Gewisse Unterschiede im Verhalten verschiedener Pflanzenarten gegenüber variierenden Bodenfeuchten lassen sich also auch im Gang der Nektarkonzentrationen feststellen. Im großen und ganzen halten sich aber die Zuckergehaltsschwankungen in ähnlich engen Grenzen wie diejenigen des frisch sezernierten Nektars unter den Bedingungen variierender Luftfeuchten.

Ähnlich den Ursachen des Einflusses der Transspirationsschwankungen auf die Absonderungsleistung scheinen zunächst auch die Auswirkungen der Bodenfeuchtigkeit auf einer unterschiedlichen Wasserversorgung der Nektarien zu beruhen. Darauf deuten die besonders starken Sekretionsänderungen bei vorwiegend xylemversorgten Drüsen hin *(Salvia)*.

Nun reagieren hier aber auch solche Pflanzenarten, die auf Luftfeuchtigkeitsschwankungen nur wenig oder gar nicht ansprechen (*Oenothera*, *Borago*). Der Wurzeldruck dürfte daran kaum beteiligt sein. Nach KNOLL (1926) soll zwar eine künstliche Erhöhung des Druckes in den Gefäßen die Nektarausscheidung in ähnlicher Weise fördern wie die Guttation. Dem widersprechen aber Befunde W. P. WILSONS, denen zufolge die extrafloralen Nektarien von *Prunus* auf Drucksteigerung nur insofern reagieren, als die Sekretion an behandelten Zweigen eher einsetzt. Die untergeordnete Bedeutung des Wurzeldrucks für die Sekretion

ergibt sich überdies ganz allgemein aus den Versuchen mit isolierten Pflanzenteilen (BONNIER, RADTKE und eigene Untersuchungen). Unter bestimmten Voraussetzungen (relativ kurze Versuchsdauer, verminderte Transpiration oder geringer Wasserbedarf der Nektarien) traten hierbei (Tabelle 22) keine Sekretionshemmungen ein, die der Abwesenheit des Wurzeldrucks zugeschrieben werden müßten. Außerdem stehen die zwischen Blühvorgang, Saftzufuhr und Nektarproduktion aufgedeckten Zusammenhänge in striktem Gegensatz zu einer möglichen funktionellen Analogie (CAMMERLOHER, DAUMANN 1930a) zwischen Hydathoden und Nektarien.

Gewiß sind manche Nektarien wie Wasserdrüsen gebaut *(Fritillaria imperialis, Salvia splendens)*. Bei ihnen zeigt sich obendrein eines der physiologischen Kriterien für den Hydathodencharakter einer Drüse, nämlich die Ausscheidungsförderung durch Feuchtigkeitssteigerung. Aber, abgesehen davon, daß hierbei nie größere Schwankungen der Zuckerprozente im Nektar zu verzeichnen waren, gehen feuchtigkeitsbedingte Sekretionsänderungen *nie* über den Rahmen der sekretionslenkenden innerfloralen Vorgänge hinaus. Einmal funktionslos gewordene Nektarien von *Salvia* oder *Fritillaria* (AGTHE) lassen sich durch Erhöhung der Feuchtigkeitsgrade in Luft und Boden *nicht* mehr zu erneuter Tätigkeit anregen. Ferner spricht auch die Tatsache der Sekretionssteigerung an abgeschnittenen Blüten von *Fritillaria* (RADTKE, AGTHE) mittels Zuckerfütterung deutlich gegen einen Hydathodencharakter dieser, morphologisch den Wasserdrüsen besonders ähnlichen Nektarien.

Resultieren nun schon nicht die Sekretionshemmungen bei Bodentrockenheit ausschließlich aus Wurzeldrucksminderungen, so erst recht nicht die Verzögerungen im Wiederansteigen der Zuckerwerte nach erneuter Wasserzufuhr. Das ganze Verhalten der Nektarsekretion bei variierender Wasserversorgung erinnert vielmehr an jenes bei Sistierung der Assimilationstätigkeit.

Tatsächlich hängt ja auch die Stofferzeugung der höheren Pflanzen stark von deren Hydraturzustand ab (IWANOFF, ILJIN, WALTER). Wassersättigungsdefizite können hiernach sehr rasch zu einer Einschränkung der Photosynthese führen. Diese Hemmung ist nur bei geringem Wasserentzug von schnell vorübergehender Art. Bei größeren Verlusten im Wasserhaushalt, dazu rechnen ja wohl die hier gewählten Versuchsbedingungen, treten stets länger anhaltende Nachwirkungen auf (bis zu 5 Tagen nach ILJIN).

Jede Hemmung der Assimilationstätigkeit sistiert aber die Sekretion. Das zeigte sich sowohl bei den Versuchen zum CO_2- oder Lichtentzug wie auch bei teilweiser Entblätterung nektarientragender Sprosse oder bei niederen Temperaturen. Aus dem *Absinken* der *Sekretion* bei Bodentrockenheit einerseits, sowie aus der Tatsache der *Assimilationsschwächung* bei Wasserdefizit andererseits, läßt sich demnach zu Recht auf

Zusammenhänge zwischen *beiden Vorgängen* schließen. Daß hier verminderte Stofferzeugung mit Temperaturen zusammentrifft, welche die sekretionssteuernden innerfloralen Lebensprozesse begünstigen, erklären die besonders tiefgreifenden Einschränkungen der Nektarsekretion. Umgekehrt müssen dann gute Bodenfeuchten im Verein mit günstigen Temperaturen zu reichlicher Nektarproduktion führen. Entsprechende Befunde von HASLER u. MAURIZIO (1951) bestätigen dies.

Nun wird die Wasserversorgung der Pflanzen sowohl vom Wassergehalt des Bodens als auch von der Transpiration geregelt. Es liegt auf der Hand, daß bei Grenzwerten der Bodenfeuchtigkeit die Luftfeuchten je nach ihrer Höhe eine ausgleichende oder die Bedingungen verschärfende Rolle spielen. OSTASHENKO (1929), TSCHATSCHKOW und BARBIER (1952) deuten jedenfalls eine Wirkung dieser Wechselbeziehungen auf die Nektarsekretion an.

Schließlich bestehen zwischen den einzelnen Pflanzenarten Unterschiede im Anschluß der Nektarien an die wasserleitenden Gefäße, wie überhaupt Verschiedenheiten in der Empfindlichkeit gegenüber Feuchtigkeitsschwankungen des Bodens. Beide können und werden *(Salvia, Borago)* die Abhängigkeit der Nektarsekretion vom Bodenwassergehalt variieren.

Zusammenfassung

1. Die Nektarsekretion hängt sowohl mit innerfloralen Stoffwechselvorgängen als auch mit der Stofferzeugung der Pflanze zusammen. Jene entscheiden über die Sekretionsintensität, diese schafft nur ihre substantiellen Voraussetzungen. Düngungsmaßnahmen zur Sekretionsverbesserung versprechen deshalb nur dann Erfolg, wenn durch sie offensichtliche Hungerzustände beseitigt werden.

2. Aus den Beziehungen zwischen sekretionslenkenden innerfloralen Lebensprozessen, Saftversorgung der Nektarien durch die grünen Teile der Pflanze und Saftausscheidung resultiert die Abhängigkeit der Sekretionstätigkeit von äußeren Faktoren:

3. Die *Temperatur* hat großen Einfluß auf die Sekretionsleistung.

a) Temperaturerhöhung fördert allgemein die Zuckerausscheidung, jedoch nur bis zu einem artlich verschiedenen Normaloptimum. Abkühlung setzt die Nektarsekretion herab. Tiefe Temperaturen vermindern auch die Nektarkonzentration. Im mittleren und hohen Temperaturbereich ändert sie sich dagegen nur wenig.

b) Es gibt keine fixen Temperaturoptima. Dem präfloralen Wärmemittel entsprechend liegen sie höher oder tiefer.

c) Stofferzeugung und innerfloraler Stoffwechsel sind gleichermaßen temperaturgebunden. Dadurch ändert sich die Sekretionsintensität mit der Temperatur.

4. Die *Luftfeuchtigkeit* beeinflußt Quantität und Qualität des sezernierten Nektars. Hierbei ist zu unterscheiden zwischen postsekretorischen Volumen- und Konzentrationsänderungen, die die ausgeschiedenen Zuckermengen nicht berühren, und Veränderungen der Sekretionsleistung. In jedem Fall verhalten sich verschiedene Pflanzenarten ganz verschieden.

a) Postsekretorische Veränderungen des Nektars gehen parallel den Feuchtigkeitsgraden, den osmotischen Werten der Zuckerlösungen und ihren Oberflächen/Volumenverhältnissen. Sie verdecken meist die tatsächlichen Ausscheidungskonzentrationen. Diese übersteigen in keinem der untersuchten Fälle die Phloemsaftkonzentrationen. Damit wird die Bezeichnung des Nektar als ausgeschiedener Phloemsaft auch von seiten der Nektarkonzentrationen her bestätigt.

b) Transpirationsschwankungen können die Menge des sezernierten Zuckers beeinflussen, dies aber nur bei Pflanzenarten mit hohem Xylemanteil in den die Nektarien versorgenden Leitbündeln. Hierbei ändern sich hauptsächlich die Mengen des Nektars, weniger seine Konzentrationen.

5. Die *Bodenfeuchtigkeit* beeinflußt allgemein die Sekretionsleistung stark.

a) Ungünstige Wasserversorgung der Pflanzen vermindert die sezernierten Zuckermengen, zunehmende Bodenfeuchtigkeit vermehrt sie.

b) Der Wurzeldruck spielt bei der Sekretion eine untergeordnete Rolle. Selbst vorwiegend xylemversorgte Nektarien zeigen keine funktionelle Analogie zu Hydathoden. Die Sekretion solcher Nektarien hängt aber mehr vom Wasserhaushalt der Pflanze ab als die vorwiegend phloemversorgter Drüsen. Daraus ergeben sich Unterschiede in der Abhängigkeit der Nektarsekretion verschiedener Pflanzenarten vom Wassergehalt des Bodens.

c) Gelegentliche Konzentrationsminderung bei Bodentrockenheit sowie die stets beobachtbare Retardation im Wiederansteigen der Zuckerwerte nach Bewässerung lassen auf Zusammenhänge zwischen dem Hydraturzustand der Pflanze, der CO_2-Assimilation und der Nektarsekretion schließen.

Literatur

AGTHE, C.: Über die physiologische Herkunft des Pflanzennektars. Ber. schweiz. bot. Ges. **61**, 240—274 (1951). — ANDREJEW, W.: Über die Nektarien und über die Menge des Nektars einiger Gehölzarten. Mitt. dtsch. dendrol. Ges. **44**, 99—105 (1932). — ANDREJEWA, N. W.: Die Rolle der Bienen bei der Bestäubung des mittelrussischen Rotklees. Mitt. landwirtsch. Versuchsstat. Schatilowo (russ.) **4** (1927). Ref. bei WEPRIKOW. — ARMBRUSTER, L.: Vergleichende Eichungsversuche an Bienen und Wespen. Ein Beitrag zur Messung des mittleren Bienennutzens der Bestäubung von Nutzpflanzen. Arch. Bienenkde **3**, 219—230 (1921). — AUFRECHT, S.: Beitrag zur Kenntnis extrafloraler Nektarien. Beih. bot. Zbl. **2**, 441—445

(1892). — BACHMANN, F.: Über die Beziehungen zwischen dem Wassergehalte des Bodens und seinem Wasserdampfdrucke, sowie über diejenigen zwischen der Saugkraft des Bodens und dem Welken von Pflanzen. Planta (Berl.) **4**, 140—179 (1927). — BARBIER, E. C.: La sécrétion de nectar chez les eucalyptus. Rev. franç. Apic. **2**, 529—532, 553—559 (1951). — La sécrétion de nectar chez les eucalyptus. Rev. franç. Apic. **3**, 139—145 (1952). — BELJAKOFF, E.: Über den Einfluß der Temperatur auf die Kohlensäureassimilation bei zwei klimatischen Pflanzenrassen. Planta (Berl.) **11**, 727—763 (1930). — BEUTLER, R.: Biologische Beobachtungen über die Zusammensetzung des Blütennektars. Sitzgsber. Ges. Morph. u. Physiol. Münch. **39**, 41—48 (1929). — Biologisch-chemische Untersuchungen am Nektar von Immenblumen. Z. vergl. Physiol. **12**, 72—176 (1930). — Die Bestimmung des Rohrzuckergehaltes kleinster Flüssigkeitsmengen durch Messung von spez. Gewicht und spez. Drehung. Mikrochemie **16**, 133—140 (1934). — Neue Untersuchungen über den Zuckergehalt des Blütennektars. Leipz. Bienenztg **10**, 1—3 (1935). — Wie stellt man den Wert einer Pflanze als Nektarspenderin fest? Dtsch. Imkerführer **10**, H. 3 (1936). — Nectar. Bee World **34**, 106—116, 128—136, 156—162 (1953). — BEUTLER, R., u. A. SCHÖNTAG: Über die Nektarausscheidung einiger Nutzpflanzen. Z. vergl. Physiol. **28**, 254—285 (1940). — BEUTLER, R., u. O. WAHL: Über das Honigen der Linde in Deutschland. Z. vergl. Physiol. **23**, 301—331 (1936). — BOETIUS, J.: Über den Verlauf der Nektarabsonderung einiger Blütenpflanzen. Beih. 17, Schweiz. Bienenztg **2**, 258—317 (1948). — BONNIER, G.: Les nectaires. Ann. Sci. natur., VI. s., Bot. **8**, 5—212 (1878). — BONNIER, G., et CH. FLAHAULT: Sur les modifications des végétaux. Ann. Sci. natur., VI. s., Bot. **7**, 93—125 (1878). — CAMMERLOHER, H.: Zur Kenntnis von Bau und Funktion extrafloraler Nektarien. Biol. generalis (Wien) **5**, 281—302 (1929). — CURTIS, O. F.: Studies on solute translocation in plants. Amer. J. Bot. **16**, 154—168 (1929). — CZAPEK, F.: Biochemie der Pflanzen, 2. Aufl., Bd. I—III. Jena 1913—1921. — CZARNOWSKI, C. v.: Untersuchungen zur Frage der Nektarabsonderung. Arch. Geflügelz. u. Kleintierkde **1**, 23—44 (1952). — Die Nektarsekretion von Sinapis alba bei Einwirkung gestaffelter Stickstoffdüngung. Arch. Geflügelz. u. Kleintierkde **2**, 135—140 (1953a). Über die Einwirkung unterschiedlicher Wasserversorgung auf die Nektarsekretion beim Boretsch. Z. Bienenforsch. **2**, 85—91 (1953b). — DAUMANN, E.: Zur Biologie der Blüte von Nicotiana glauca. Biol. generalis (Wien) **4**, 571—588 (1928). — Beiträge zur Kenntnis der Blütennektarien. I. Die Blütennektarien von Nepenthes. Beih. bot. Zbl. **47** (I), 1—14 (1930a). — Nektarien und Bienenbesuch bei Opuntia monacantha. Biol. generalis (Wien) **6**, 353—376 (1930b). — Nektarabscheidung in der Blütenregion einiger Araceen. Planta (Berl.) **12**, 38—48 (1931). — FAHN, A.: Studies in the ecology of nectar secretion. Palest. J. Bot. Jerusalem **4**, 207—224 (1949). — FELDHOFEN, E.: Beiträge zur physiologischen Anatomie der nuptialen Nektarien aus den Reihen der Dicotyledonen. Beih. bot. Zbl. **50** (I), 459—634 (1933). — FOMYNICH, W.: Die Nektarabsonderung bei den Pflanzen in Abhängigkeit von den klimatischen und anderen Bedingungen. Bienenbestäubungswirtsch. (russ.) **3** (1917). Ref. bei WEPRIKOW. — FREY-WYSSLING, A.: Über die physiologische Bedeutung der extrafloralen Nektarien von Hevea brasiliensis. Ber. schweiz. bot. Ges. **42**, 109—122 (1933). — Die Stoffausscheidung der höheren Pflanzen. Monogr. Physiol. Pflanz. u. Tiere **32** (1935). — Stoffwechsel der Pflanzen, 2. Aufl. Zürich 1949. — FREY-WYSSLING, A., u. C. AGTHE: Nektar ist ausgeschiedener Phloemsaft. Abdr. aus Verh. schweiz. naturforsch. Ges. **1950**, 175—176. — FREY-WYSSLING, A., M. ZIMMERMANN u. A. MAURIZIO: Über den enzymatischen Zuckerumbau in Nektarien. Experientia (Basel) **10**, 490—492 (1954). — GOEBEL, K.: Organographie der Pflanzen, 3. Aufl., Bd. 3, Jena 1933. — GOETZE, G.: Rotklee und Honigbiene. Biol. generalis (Wien) **16**, 392—407 (1942). — GORSKI, W.: Beobachtungen über das Honigen der Gurken unter den Verhältnissen Leningrads im Jahre 1931.

Bienenhaltung (russ.) **3** (1932). Ref. bei WEPRIKOW. — GUBIN, A. F.: Bestäubung und Erhöhung der Samenernte bei Rotklee (Trifolium pratense) mit Hilfe der Bienen. Arch. Bienenkde **17**, 209—264 (1936). — HALLERMEIER, M.: Ist das Hangen der Blüten eine Schutzeinrichtung? Flora (Jena) **115**, 75—101 (1922). — HAMMER, O.: Investigations on the nectar flow of red clover. Oikos **1**, 34—47 (1949). — HARTENBURG, W.: Der Wasser- und Kohlensäurehaushalt tropischer Regenwaldpflanzen. Jb. wiss. Bot. **85**, 641—697 (1937). — HASLER, A., u. A. MAURIZIO: Die Wirkung von Bor auf Samenansatz und Nektarsekretion bei Raps (Brassica napus L.). Phytopath. Z. **15**, 193—207 (1949). — Über den Einfluß verschiedener Nährstoffe auf Blütenansatz, Nektarsekretion und Samenertrag von honigenden Pflanzen, speziell von Sommerraps (Brassica napus L.). Schweiz. landw. Mh. **6**, 201—211 (1950). — Über den Einfluß verschiedener Nährstoffe auf Blütenansatz, Nektarsekretion und Samenertrag von honigenden Pflanzen, speziell von Sommerraps (Brassica napus L.). Schweiz. Bienenztg **74**, 208—219 (1951). — HAUPT, H.: Zur Sekretionsmechanik extrafloraler Nektarien. Flora (Jena) **90**, 1—41 (1902). — ILJIN, W. S.: Standortsfeuchtigkeit und der Zuckergehalt in den Pflanzen. Planta (Berl.) **7**, 59—71 (1929). — IWANOFF, L. A., u. N. L. KOSSOWITSCH: Über die Arbeit des Assimilationsapparates verschiedener Baumarten. Planta (Berl.) **8**, 427—464 (1929). — KENOYER, L. A.: Environmental influence on nectar secretion. Bot. Gaz. **63**, 249—265 (1917). — KIRCHNER, O. v.: Blumen und Insekten. Leipzig u. Berlin 1911. — KLEBER, E.: Hat das Zeitgedächtnis der Bienen biologische Bedeutung? Z. vergl. Physiol. **22**, 221—262 (1935). — KNOLL, F.: Insekten und Blumen. Wien 1926. — Über die Laubblattnektarien von Catalpa bignonioides und ihren Insektenbesuch. Biol. generalis (Wien) **4**, 541—570 (1928). — KOBEL, F.: Die Nektartracht. Beih. 19 Schweiz. Bienenztg **86**, 457—470 (1950). — KOSTYTSCHEW, S., u. V. BERG: Untersuchungen über den Tagesverlauf der Photosynthese in Transkaukasien. Planta (Berl.) **11**, 144—159 (1930). — KOSTYTSCHEW, S., u. H. KARDO-SYSSOIEWA: Untersuchungen über den Tagesverlauf der Photosynthese in Zentralasien. Planta (Berl.) **11**, 117—143 (1930). — KURR, J. G.: Untersuchungen über die Bedeutung der Nektarien in den Blüten. Stuttgart 1833. — LUNDEGÅRDH, H.: Die Kohlensäureassimilation der Zuckerrübe. Flora (Jena) **121**, 273—300 (1927). — MÜHLETHALER, J.: Von der Nektarbildung in den Pflanzen. Schweiz. Bienenztg **4**, 178—182 (1924). — MÜHLHÄUSSER, E.: Über die Herstellung feinster Kapillarpipetten und ihre Verwendung zum Messen kleinster Flüssigkeitsmengen. Mikrokosmos **42**, 212—215 (1953). — MÜLLER, D.: Die Kohlensäureassimilation bei arktischen Pflanzen und die Abhängigkeit der Assimilation von der Temperatur. Planta (Berl.) **6**, 22—38 (1928). — MÜLLER, H.: Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassung an dieselben. Leipzig 1881. — OERTEL, E.: Honey and pollen plants of the United States. Circ. U. S. Dep. Agric. **1939**, No 554. — OSTASHENKO-KOODRYAVZEWA, A.: Die Wirkung der Luftfeuchtigkeit auf die Nektarsekretion der Pflanzen. Opuit. Paseka (russ.) **1928**, 326—328, 397—410. Ref. Arch. Bienenkde **12**, 366—369 (1931). — Einfluß der Bodenfeuchtigkeit auf die Nektarsekretion der Pflanzen. Opuit. Paseka (russ.) **1929**, 315—331. Ref. Arch. Bienenkde **12**, 369—371 (1931). — PANKRATOWA, N. M.: Investigation of the process of nectar secretion. Zit. BEUTLER 1953. — PARK, O. W.: Studies on the sugar concentrations of the nectar of various plants. Rep. Jowa State Apiar. **1928**, 80—89. — The influence of humidity upon sugar concentration in the nectar of various plants. J. Econ. Entomol. **22**, 534—544 (1929). — PELOPIDAS, A.: An attempt to analyse nectar secretion by means of bees. Opuit Paseka (russ.) **1928**, 315—319, 391—397, 475—479, 524—527. Zit. nach BEUTLER 1953. — PERCIVAL, M. S.: Observations on the flowering and nectar secretion of Rubus fruticosus. New Phytologist **45**, 111—123 (1946). — PFEFFER, W.: Handbuch der Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. 1, Stoffwechsel. Leipzig

1891. — PLANTA, A. v.: Über die Zusammensetzung einiger Nektararten. Z. physiol. Chemie **10**, 227—247 (1886). — PORSCH, O.: Blütenstände als Vogelblumen. Österr. bot. Z. **72**, 125—149 (1923). — Vogelblumenstudien. I. Jb. wiss. Bot. **63**, 553—706 (1924). — RADTKE, F.: Anatomisch-physiologische Untersuchungen an Blütennektarien. Planta (Berl.) **1**, 379—418 (1926). — RAW, G. R.: The effect on nectar secretion of removing nectar from flowers. Bee World **34**, 23—25 (1953). — ROUSCHAL, E.: Untersuchungen über die Protoplasmatik und Funktion der Siebröhren. Flora (Jena) **135**, 135—200 (1941). — RUHLAND, W.: Untersuchungen über die Hautdrüsen der Plumbaginaceen. Jb. wiss. Bot. **55**, 409—498 (1915). — SCHIMPER, A. F. W.: Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen im tropischen Amerika. Bot. Mitt. Tropen **1** (1888). — SCHÖNTAG, A.: Über den Einfluß von Mineralsalzen auf den Zuckergehalt des Nektars. Z. vergl. Physiol. **35**, 519—526 (1953). — SCULLEN, H. A.: Relative humidity and nectar concentration in fireweed. J. Econ. Entomol. **33**, 870—871 (1940). — Observations on the relationship of Alsike clover nectar to relative humidity. J. Econ. Entomol. **35**, 453—454 (1942). — SHUEL, R. W.: Some factors affecting nectar secretion in red clover. Plant Physiol. **27**, 95—110 (1952). — SPRENGEL, CH. K.: Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen. Berlin 1793. — SPRINGENSGUTH, W.: Physiologische und ökologische Untersuchungen über extraflorale Nektarien und die sie besuchenden Insekten. Rostock 1935. — STOCKER, O.: Klimamessungen auf kleinstem Raum an Wiesen-, Wald- und Heidepflanzen. Ber. dtsch. bot. Ges. **41**, 145—150 (1923). — SWANSON, C. A., and R. W. SHUEL: The centrifuge method for measuring nectar yield. Plant. Physiol. **25**, 513—520 (1950). — TSCHATSCHKOW, A. L.: Untersuchung der chemischen Zusammensetzung des Nektars. Opuit. Paseka (russ.) **1930**, 344. Ref. Archiv Bienenkde **12**, 379 (1931). — VANSELL, G. H.: Nectar secretion in Poinsettia blossoms. J. econ. Entomol. **33**, 409—410 (1940). — VANSELL, G. H., W. QU. WATKINS and R. K. BISHOP: Orange nectar and pollen in relation to bee activity. J. Econ. Entomol. **35**, 321—323 (1942). — WALTER, H.: Die Hydratur der Pflanze. Jena 1931. — WEBER, F.: Impatiens-Nektar. Phyton **3**, 110—111 (1951). — WEPRIKOW, P. N.: Die Bestäubung der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. Moskau 1936. — WILSON, A.: On the amount of sugar contained in the nectar of some flowers. Chem. News **38**, 93 (1878). — WILSON, W. P.: The cause of the excretion of water on the surface of nectaries. Unters. bot. Inst. Tübingen **1**, 1—22 (1881—1885). — WOLFF, G.: Zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte und biologischen Bedeutung der Blütennektarien. Bot. Archiv 8, 305—344 (1924). — WYKES, G. R.: Some aspects of nectar secretion. 14. Congr. int. Apic. Paper, S. 1, 1951. — The influence of variations in the supply of carbohydrate on the process of nectar secretion. New Phytologist **51**, 294—300 (1952a). — On investigation of the sugars present in the nectar of flowers of various species. New Phytologist **51**, 210—215 (1952b). — The sugar content of nectars. Biochemic. J. **53**, 294—296 (1953). — YOSHYI, Y.: Untersuchungen über die Temperaturabhängigkeit der Kohlensäure-Assimilation bei Bohnen. Planta (Berl.) **5**, 681—695 (1928). — ZANDER, R.: Handbuch der Bienenkunde in Einzeldarstellungen. IV. Das Leben der Bienen. Stuttgart 1927. — ZIMMERMANN, M.: Papierchromatographische Untersuchungen über die pflanzliche Zuckersekretion. Ber. schweiz. bot. Ges. **63**, 402—430 (1953). — Über die Sekretion saccharosespaltender Transglukosidasen im pflanzlichen Nektar. Experientia (Basel) **10**, 145—146 (1954).

Dr. HANS HUBER, Deggendorf a. d. Donau, Bahnhofstr. 80

Planta, Bd. 48, S. 99—134 (1956)

Aus dem Botanischen Institut der Universität Rostock

DER EINFLUSS DES LICHTES AUF DIE AUXINBILDUNG UND DEN AUXINTRANSPORT

Von

H. v. Guttenberg und Klaus Zetsche

Mit 5 Textabbildungen

(Eingegangen am 13. Juli 1956)

A. Einleitung und Problemstellung

Schon seit den Anfängen der Wuchsstofforschung ist bekannt, daß das Licht einen wesentlichen Einfluß auf den Auxinhaushalt der höheren Pflanzen ausübt. Prinzipiell bestehen dazu 4 Möglichkeiten:

I. Das Licht beeinflußt die Auxinbildung.

II. Das Licht beeinflußt den Auxintransport.

III. Das Licht wirkt auf das Verhältnis zwischen freiem und gebundenem Auxin ein.

IV. Das Licht inaktiviert die Auxine.

Über die Inaktivierung der Auxine durch Licht existiert bereits eine umfangreiche Literatur älteren und neueren Datums. (Zusammenfassungen bei Galston 1950, Larsen 1951, Söding 1952, Gordon 1954 u. Brauner 1954).

Dagegen liegen über den Einfluß des Lichtes auf die Auxinbildung im wesentlichen nur einige ältere Arbeiten vor, auf die man sich im allgemeinen auch heute noch stützt.

Thimann und Skoog (1933) konnten aus den Sproßgipfeln von *Vicia faba*-Pflanzen, die sie ins Dunkle gebracht hatten, nach 4 Tagen keinen Wuchsstoff (WS.) in Agar mehr abfangen. Zu ähnlichen Ergebnissen kamen van Overbeek (1933) mit Keimpflanzen von *Raphanus sativus* und Navez (1933) mit *Lupinus albus*.

Eingehend untersuchten Avery (1935), Avery, Burkholder u. Creighton (1937) den Einfluß des Lichtes auf die Auxinbildung. Sie stellten fest, daß Blätter und Sproßgipfel von Tabakpflanzen (*Nicotiana tabacum*) nach einigen Tagen Dunkelaufenthalt kein Auxin mehr abgaben. Die Abnahme der WS.-Abgabe hing von der Größe und Konstitution der verdunkelten Pflanzen ab. Große, kräftige Pflanzen gaben im Dunkeln länger WS. ab als kleine, weniger gut entwickelte. Wurden solche Dunkelpflanzen ans Tageslicht zurückgebracht bzw. beleuchtet, so zeigten sie nach eintägigem Lichtaufenthalt wieder eine normale WS.-Abgabe. Alle Faktoren, die die Photosynthese begünstigen, wie hohe Lichtintensität und hoher CO_2-Gehalt der Luft, förderten auch die Auxinabgabe

der Pflanzen. In der gleichen Richtung liegen die Beobachtungen, daß dabei Licht aus dem roten und blauen Teil des Spektrums am wirksamsten war.

Andererseits fanden die genannten Autoren aber auch, daß Pflanzen, die im Dunkeln zunächst „wuchsstoffentleert" worden waren und dann in einer CO_2-freien bzw. sehr armen Atmosphäre beleuchtet wurden, ihre WS.-Abgabe ebenfalls erneut aufnahmen. Allerdings war diese nur halb so groß wie die von Pflanzen, welche in einer normalen Gewächshausatmosphäre gehalten wurden.

Als sehr wesentlich an diesen Untersuchungen muß herausgestellt werden, daß alle genannten Autoren den WS. ausschließlich mit der Went*schen Agarabfangmethode gewonnen haben.*

Aus diesen Ergebnissen ist der Schluß gezogen worden, daß zur Auxinbildung Licht notwendig ist. Das Licht soll die Auxinbildung einmal durch die Bereitstellung von Kohlenhydraten mittels der Photosynthese ermöglichen, darüber hinaus aber auch unmittelbar wirksam sein. So haben Went u. Thimann (1937) die Hypothese ausgesprochen, daß bei der Bildung der Auxinvorstufe zusätzlich eine definierte lichtsensible Reaktion vorliegt.

Zdanova (1939) u. Laibach (1941) ziehen aus ihren Untersuchungen ebenfalls den Schluß, daß die Auxine unmittelbar aus Kohlenhydraten gebildet werden bzw. daß die Kohlenhydrate bei der Auxinbildung eine wichtige Rolle spielen.

Diese Ansichten findet man heute fast ausnahmslos in allen Lehr- und Wuchsstoffbüchern vertreten (vgl. u. a. Went u. Thimann 1937, Neilson-Jones 1947, Söding 1952, Bünning 1953, Leopold 1955).

In der Literatur finden sich nun aber auch Angaben, die man nicht oder nur schlecht mit diesen Ansichten vereinbaren kann. Es sollen hier nur die wichtigsten aufgeführt werden. So findet man bei Larsen (1944) u. Went (1944) u. a. die Angaben, daß etiolierte *Pisum*- bzw. verdunkelte Tomatenpflanzen mehr Auxin enthalten als Lichtpflanzen. Gustafson (1946) stellte Verdunkelungsexperimente mit verschiedenen Pflanzen an und fand, daß im allgemeinen Dunkelpflanzen mehr WS. enthielten als Lichtpflanzen. Die Unterschiede sind aber größtenteils recht gering (1—3° im Avenatest), so daß sich aus seinen Versuchen keine eindeutige Schlußfolgerung ziehen läßt.

Weitere experimentelle Ergebnisse, die sich zumindest nicht mit einer Lichtreaktion im Sinne von Went u. Thimann vereinbaren lassen, bestehen darin, daß pflanzliche Gewebe, die auf organischen Medien wachsen, auch im Dunklen Auxin produzieren. Overbeek u. Bonner (1938) stellten dies für abgeschnittene und in vitro kultivierte Wurzeln und Skoog (1944) für Tabakcallusgewebe fest. Wiedow u. von Guttenberg fanden, daß ebenso intakte *Phaseoluspflanzen*, die mit Glucose

gefüttert wurden, anscheinend auch im Dunkeln WS. produzieren. In allen diesen Versuchen wurde der WS. mittels Extraktion gewonnen.

In der gleichen Richtung liegen die Resultate, die man bei Wachstumsversuchen mit verdunkelten Pflanzen erhalten hat. Füttert man verdunkelte Pflanzen mit Kohlenhydraten, so wachsen sie auch im Dunkeln recht gut weiter, maximal mehrere Wochen lang. Dabei ist oft die Wachstumsrate der verdunkelten Pflanze größer als die der Lichtkontrollen (Went 1944, Went u. Carter 1948). Diese Ergebnisse sprechen ebenfalls dafür, daß die Pflanzen auch im Dunkeln WS. produzieren können.

Wir zogen aus den angeführten widerspruchsvollen Ergebnissen den Schluß, daß die Frage, ob das Licht bei der Auxinbildung eine Rolle spielt oder nicht, noch ungeklärt ist. Da die älteren Autoren den WS. ausschließlich mit der Wentschen Agarabfangmethode gewonnen haben, erschien es uns notwendig:

1. das ganze Problem mit Hilfe der Auxinextraktions- und Trennungsmethode erneut und systematisch zu untersuchen,

2. die Ergebnisse der älteren Autoren mit ihrer eigenen Methode zu überprüfen,

3. die Ursachen für die gegensätzlichen Resultate, die man, um es vorauszuschicken, auf diese Weise erhält, zu finden, und damit festzustellen, welche Methode in bezug auf unsere Fragestellung die richtigen Verhältnisse wiedergibt.

Im Laufe dieser Untersuchungen wurden wir auch dazu geführt, den Einfluß des Lichtes auf den Auxintransport zu untersuchen. Eine gute Zusammenfassung der vorliegenden Literatur über den Auxintransport findet man bei Leopold (1955). Leopold unterscheidet mehrere Typen des Auxintransportes. Im Rahmen unserer Fragestellung mußten wir uns mit dem Einfluß des Lichtes auf den klassischen polaren Auxintransport beschränken. Daß der Auxintransport nicht nur in der Avenakoleoptile, sondern auch in den Sproßachsen und den Blättern der Dikotylen nach diesem Typ vor sich geht, ist wiederholt bewiesen worden (v. Overbeek 1933, Thimann und Skoog 1933, Avery 1935, Söding 1938). Über den Lichteinfluß auf den Auxintransport liegen nur wenige Arbeiten vor. v. Overbeek (1933) u. du Buy (1932) konnten keine oder höchstens eine schwach hemmende Wirkung des Lichtes feststellen. Neuerdings berichten Meyer u. Pohl (1956), daß das Licht stark hemmend auf den Auxintransport in der Avenakoleoptile einwirkt.

B. Material und Methoden

1. Anzucht der Versuchspflanzen und ihre weitere Behandlung

Als Versuchspflanzen verwendeten wir *Helianthus annuus*, *Solanum Lycopersicum* Sorte *Goldene Königin*, *Nicotiana tabacum* Sorte *Virginia Gold* und *Brassica oleracea var. capitata L.f. alba* Sorte *Dithmarsche*.

Die Früchte von *Helianthus annuus* wurden über Nacht in Leitungswasser eingequollen und dann in großen Petrischalen bei Zimmertemperatur vorgekeimt. Die Aussaat erfolgte entweder in Blumentöpfe mit Gartenerde oder in Pikierkästen bzw. Aussaatschalen, sofern wir Keimpflanzen für Transportversuche benötigten. Die Pflanzen wurden im Gewächshaus herangezogen und für die Versuche verwendet, wenn sie 20—35 Tage alt waren, eine Höhe von 20—35 cm erreicht und 2—4 Blattpaare ausgebildet hatten. Sie haben dann die Kotyledonen entweder schon abgeworfen oder diese wurden mindestens 4 Tage vor Versuchsbeginn abgeschnitten. Für Transportversuche mit Hypokotylzylindern verwendeten wir im allgemeinen Helianthuskeimpflanzen, die ihre Kotyledonen voll entfaltet, aber noch kein Epikotyl ausgebildet hatten.

Die Samen von *Solanum Lycopersicum*, *Nicotiana tabacum* und *Brassica oleracea* wurden in flache Aussaatschalen ausgesät. Aus diesen wurden die Jungpflanzen in Pikierkästen pikiert und schließlich einzeln in Blumentöpfe mit Gartenerde getopft. Sie wurden erst zu Versuchszwecken benutzt, wenn sie sich kräftig entwickelt und mehrere Blätter ausgebildet hatten.

Großen Wert legten wir darauf, innerhalb der einzelnen Versuchsserien ein vergleichbares Material zu erhalten. Wir verwendeten daher in einer Serie nur gleich alte Pflanzen, die wir streng auf Uniformität selektiert hatten. Die Verdunkelung erfolgte dadurch, daß die Pflanzen in einem physiologischen Dunkelraum gebracht und dort bei einer Temperatur von 22° C und 90% relativer Luftfeuchtigkeit gehalten wurden. Das Material einer Versuchsserie wurde gleichzeitig abgeerntet und weiterverarbeitet.

2. Die Extraktionsmethoden und die Auftrennung des Rohextraktes

Wir extrahierten im allgemeinen nur die Sproßgipfel der Pflanzen. Bei *Helianthus annuus* schnitten wir die Sproßgipfel dicht unter dem ältesten Blattpaar ab und erhielten so Sproßgipfel mit 2—4 Blattpaaren. Bei *Solanum Lycopersicum* verwendeten wir Sproßgipfel mit 5—6 Blättern, bei *Nicotiana tabacum* solche mit 4 Blättern. Bei *Brassica oleracea* extrahierten wir die ganzen Jungpflanzen, als sie 5—7 Blätter ausgebildet hatten.

Zur Extraktion wurde das Pflanzenmaterial zerkleinert und mit der 10fachen Äthermenge versetzt. (Der Diäthyläther erwies sich in Vorversuchen als das geeignetste Extraktionsmittel.) Außerdem säuerten wir noch mit 10%iger Essigsäure leicht an (einen Tropfen je 1 g Frischmaterial). Es wurde anfangs 14—16 Std bei Zimmertemperatur extrahiert und dann eine Stunde am Rückflußkühler gekocht. Da sich in Parallelversuchen zeigte, daß man durch alleinige Extraktion bei Zimmertemperatur gleiche oder größere WS.-Mengen gewinnen kann, wurde später nur noch mit diesen Kaltextrakten gearbeitet (Extraktionszeit 16—20 Std). Nach der Extraktion wurde der Äther in Abdampfschalen dekantiert, das zurückbleibende Pflanzenmaterial 3mal kurz mit Äther gewaschen und dieser Waschäther ebenfalls in die Schalen überführt. Der Äther wurde auf dem Wasserbad abgedampft und der Rückstand mit 2 cm^3 Wasser aufgenommen. Die Auftrennung dieses Rohextraktes in eine neutrale und saure Ätherfraktion erfolgte zunächst nach der Methode von Larsen (1940). Später wurde nach Larsen (1955) verfahren. Die Ansäuerung erfolgt hier nicht mit Weinsäure, in der sich ein Hemmstoff bilden kann, sondern durch sorgfältige Titration mit 0,5 n HCl gegen Methylorange als Indicator. Nach Abdampfen des Äthers wurde der Rückstand jeweils mit 2 cm^3 Wasser aufgenommen.

Die Herstellung der Agarwürfel wurde folgendermaßen vorgenommen. 0,75 cm³ der wäßrigen Testlösung wurde mit 0,75 cm³ geschmolzenem 3%igem Agar vermischt und auf Glasplatten in einer Dicke von 1,5 mm ausgegossen. Diese Platten wurden über Nacht zum Zwecke einer guten WS.-Verteilung in einer feuchten Kammer stehengelassen. Kurz vor den Versuchen schnitten wir aus diesem Agar Würfel mit Kantenlängen von $2 \times 2 \times 1{,}5$ mm oder $2{,}5 \times 2{,}5 \times 1{,}5$ mm heraus. Die Konzentrationsangaben, die wir für die extrahierten WS.- und Hemmstoffe (HS.) machen, sind relativer Natur. Sie geben an, in welcher Konzentration die betreffenden Stoffe im Agartestwürfel vorliegen im Verhältnis zu ihrer Konzentration im verarbeiteten Frischmaterial. Ein Beispiel soll dies erläutern. Wurden 10 g Frischmaterial extrahiert und nach der Trennung der Rückstand mit 2 cm³ aufgenommen, davon 0,75 cm³ mit 0,75 cm³ Agar vermischt, so beträgt in diesem Falle die im Testwürfel vorhandene Konzentration das 2,5fache von der, die ursprünglich im Frischmaterial vorlag; oder in anderen Worten: eine einfache Konzentration besagt, daß die Auxinkonzentration im Testwürfel der ursprünglich im Frischmaterial vorliegenden entspricht.

3. Anzucht der Testpflanzen und Ausführung des Testes

Als WS.-Test verwendeten wir einen modifizierten Wentschen *Avenatest*. Die Haferkörner wurden 2 Std in Leitungswasser eingequollen und dann in großen Petrischalen am diffusen Tageslicht und bei Zimmertemperatur zum Keimen angesetzt. Wenn die Koleorrhiza gerade sichtbar war, pflanzten wir in der üblichen Weise je 12 gleichmäßig mittelgroße Körner in rechteckige Glasschalen ($12 \times 6 \times 4$ cm), die mit gesiebter Gartenerde gefüllt waren. Nachdem die Erde angegossen worden war, wurden die Schalen in einen physiologischen Dunkelraum gebracht (22° C und 90% relative Luftfeuchtigkeit). Nach 50—60 Std hatten die Koleoptilen eine Länge von 2 cm erreicht und wurden zum Test verwendet. Es wurde 1mal dekapitiert und der Testwürfel sofort in den Winkel zwischen Primärblatt, welches nicht abgerissen wurde, und Koleoptilenstumpf aufgesetzt. Nach $2^1/_4$ Std bis $2^1/_2$ Std wurden die Koleoptilen abgeerntet und die Krümmungswinkel nach der Methode von Söding (1952) gemessen.

4. Hemmstoffnachweise

Zum Nachweis von HS. verwendeten wir ebenfalls den Wentschen *Avena*test. Die Testwürfel wurden wie im WS.-Test seitlich auf den Koleoptilstumpf aufgebracht. Die Auswertung erfolgte aber erst nach 4 Std., da die Hemmwirkung ja erst dann voll auftreten kann, wenn die Koleoptile, die nach der Dekapitation ihr Eigenwachstum herabsetzt, dieses wieder voll aufnimmt, was nach etwa $2^1/_2$ Std eintritt. HS. verraten sich dann durch einen positiven Krümmungswinkel, d. h. einen Winkel zum Testblock hin (direkter HS.-Test). Diese Methode gestattet naturgemäß nur eine grobe Aussage. Um auch quantitative Aussagen machen zu können, modifizierten wir diesen Test. Wir mischten die HS.-Lösung mit einer Indolessigsäurelösung (IES) bekannter Konzentration und testeten dieses Gemisch und zur Kontrolle die reine IES-Lösung im Avenatest. Der HS. bremst dann die Förderwirkung der IES-Lösung ab, was in einem kleineren negativen Winkel zum Ausdruck kommt. Der Hemmungs- oder Kompensationswinkel ergibt sich dann aus der Winkeldifferenz zwischen reiner IES-Lösung und IES- und HS.-Lösung (Kompensationstest).

5. Ausführung der Wuchsstoffabfangversuche

Wir arbeiteten mit der Wentschen Agarabfangmethode und verwendeten wie bei den Extraktionsversuchen die Sproßgipfel der Pflanzen.

Die Sproßgipfel wurden aus praktischen Gründen in einer feuchten Kammer invers aufgestellt, die Schnittfläche mit feuchtem Filterpapier abgetupft und mit einem Tropfen 15%iger Gelatine ein Agarwürfel aufgeklebt. Die inverse Stellung der Sproßgipfel beeinträchtigt, wie aus der Literatur hervorgeht (Söding 1952), die Wuchsstoffabgabe nicht. Um zu verhindern, daß das Pflanzengewebe dem Agarwürfel Wasser entzieht, erwies es sich als günstig, die Schnittfläche vor dem Aufkleben des Würfels mit einem Tropfen Wasser zu befeuchten und die Blätter durch Besprühen mit einem Wasserfilm zu überziehen. Die Abfangzeit betrug 2 Std. Die ganze Prozedur wurde im Dunkelraum vorgenommen.

6. Ausführung der Transportversuche

Zu den Transportversuchen wurden im allgemeinen 5 mm lange Zylinder verwendet, die aus den Hypokotylen oder Epikotylen von Helianthuspflanzen herausgeschnitten wurden, und zwar jeweils aus dem jüngsten Gewebe. Die apikale Schnittfläche wurde mit IES-haltigen Agarblöcken (Donatorblöcken) versehen, während auf die basale Schnittfläche Würfel aus reinem Agar gebracht wurden, die zum Abfangen der WS. dienten (Acceptorblöcke). Sollte festgestellt werden, ob ein akropetaler Transport stattfindet, so wurde umgekehrt verfahren. Die Transportversuche gingen in Petrischalen vor sich, die mit feuchtem Filterpapier ausgelegt waren. Für unsere Serienversuche erwies sich folgende Abänderung als praktisch. Die Zylinder wurden mit der apikalen Schnittfläche auf Filterpapier gestellt (3 Lagen Rundfilter in einer Petrischale), das mit einer IES-Lösung getränkt war (5 cm^3). Die basale Schnittfläche wurde wieder mit einem Block aus reinem Agar bedeckt. Auch für die Transportversuche ist es gleich, ob die Zylinder normal oder invers d. h. mit der apikalen Schnittfläche nach oben oder nach unten stehen. Die Transportversuche wurden immer im Dunkelraum durchgeführt, auch die Zylinder der Lichtpflanzen standen während der Transportzeit im Dunkelraum.

7. Allgemeines zur Versuchsdurchführung und zur Versuchsverrechnung

Da der *Avena*test nicht nur erhebliche jahreszeitliche Schwankungen, sondern auch solche von Tag zu Tag aufweist, testeten wir prinzipiell alle Versuchsnummern einer Versuchsserie an einem Tag. Nur auf diese Weise ist es möglich, innerhalb einer Serie auch quantitativ vergleichbare Werte zu erhalten. Indem man die innerhalb einer Serie gewonnenen Ergebnisse auf die jeweils mitlaufende Kontrolle bezieht, kann man dann auch dazu übergehen, Ergebnisse verschiedener Serien miteinander zu vergleichen. Es wurde für jede Versuchsnummer auf dem üblichen Wege der mittlere Fehler berechnet. Wir möchten aber feststellen, daß z. B. der mittlere Fehler im Falle der Extraktionsversuche

allein etwas über die Schwankungsbreite der Testpflanzen aussagt. Andere Fehler, die den Versuch beeinträchtigen können, wie u. a. Variabilität des Versuchsmaterials, werden auf diese Weise nicht erfaßt. Unsere Ergebnisse bzw. Aussagen gründen sich daher vor allem auf die kritische Durchsicht einer großen Anzahl von Versuchen. Viele Versuchsserien wurden bis zu 6mal wiederholt.

Da wir unser Ziel mit verschiedenen Methoden zu erreichen suchten, sind hier nur die allgemein angewendeten Methoden aufgeführt. Weitere spezielle Angaben zu Versuchsdurchführungen, die sich aus der jeweiligen Fragestellung ergaben, sind in den einzelnen Kapiteln zu finden.

C. Versuchsergebnisse

I. Verdunkelungsversuche

1. Verdunkelungsversuche mit Helianthus annuus

Eine einfache Methode um herauszufinden, ob das Licht einen Einfluß auf die Wuchsstoffbildung hat, besteht darin, daß man die Pflanzen verdunkelt und feststellt, ob sich Beziehungen zwischen Verdunkelungsdauer und Auxingehalt ergeben. Der Wuchsstoff wurde stets durch Extraktion gewonnen.

a) Der Rohextrakt. Der Rohextrakt von Licht- und Dunkelpflanzen reagierte im *Avenatest* gleichsinnig. Wurden die Krümmungswinkel der Koleoptilen nach $2^1/_4$ Std abgelesen, so waren gar keine Winkel oder kleine negative und kleine positive von 6—8° zu registrieren. Erfolgten die Ablesungen nach 4 Std, so waren größtenteils nur noch positive Winkel von etwa 10° festzustellen. Wir schlossen daraus, daß in den Rohextrakten ein oder mehrere HS. vorliegen, welche die Auxinwirkung überdeckten. Diese Ansicht wurde bestätigt, als wir den Rohextrakt in eine neutrale und saure Fraktion auftrennten.

b) Die neutrale Fraktion. Die neutralen Fraktionen der Licht- und Dunkelpflanzenextrakte ergaben im *Avena*test nur positive, also Hemmungswinkel, die maximal 10° erreichen. Den exakten Nachweis, daß sich in der neutralen Fraktion ein starker HS. befindet, erbrachten wir durch den Kompensationstest. Die neutrale Fraktion eines Dunkelpflanzenextraktes, die in 0,75facher Konzentration getestet wurde, kompensierte 10^{-7} g/cm³ IES im Avenatest vollständig. Wir konnten also feststellen, daß sich in den *Helianthus*pflanzen ein neutral reagierender, gut ätherlöslicher, weniger gut wasserlöslicher HS. befindet.

c) Die saure Fraktion. Erst nach Abtrennung dieses neutralen HS. konnten wir dann in der sauren Fraktion den relativen WS.-Gehalt der einzelnen Extrakte bestimmen. Bei dem WS. dürfte es sich nach den Untersuchungen von v. Guttenberg u. Bergmann (1955) um Indol-3-Essigsäure handeln. Über die Beziehungen, die sich zwischen

Verdunkelungsdauer und Auxingehalt ergaben, unterrichtet die Abb. 1. In dieser Kurve sind die Ergebnisse einer charakteristischen Versuchsserie mitgeteilt. Wir erhielten prinzipiell übereinstimmende Ergebnisse in fünf weiteren Serien. Die sauren Fraktionen wurden jeweils in 1,75facher Konzentration getestet. Aus der Kurve ist zu entnehmen, daß der Auxingehalt mit zunehmender Verdunkelungsdauer kontinuierlich ansteigt. Aus Lichtpflanzen konnten wir im allgemeinen nur sehr wenig oder gar keinen WS. gewinnen, obwohl diese Pflanzen kräftig wuchsen. Über diesen scheinbaren Widerspruch werden wir noch an anderer Stelle sprechen. Ein Anstieg des Auxingehaltes erfolgte in den meisten Fällen nach einer 24—30stündigen Verdunkelung. Der Beginn des Anstieges hängt, wie wir später noch näher begründen werden, von den in den Pflanzen vorliegenden Kohlenhydratreserven ab. Erst nachdem durch die Verdunkelung eine Kohlenhydratverarmung eingetreten ist, was je nach Größe, Konstitution und vorausgegangener Assimilationstätigkeit der Pflanzen verschieden ist, steigt der WS.-Gehalt proportional der Verdunkelungsdauer an. Nach 11tägiger Verdunkelung — die älteren Blätter der Pflanzen starben bereits ab — war der Auxingehalt im dargestellten Versuch zu einer Konzentration angestiegen, die im Avenatest einen durchschnittlichen WS.-Winkel von 50° ergab. Diese WS.-Konzentration ist einer IES-Konzentration von etwa 2×10^{-7} bis 10^{-7} g/cm³ äquivalent. Setzen wir den WS.-Gehalt der Lichtpflanzen (im Test keine oder Winkel um 3°) mit 10^{-9} g/cm³ äquivalent, so ist der Auxingehalt der Pflanzen während einer 11tägigen Verdunkelung um das 100—200fache gestiegen. Um den eventuellen Einwand auszuschalten, daß die geringen Winkel der Lichtpflanzenextrakte dadurch zustande kommen, daß die WS.-Konzentration im Extrakt zu hoch ist und daher schon im hemmenden Bereich liegt, verdünnten wir die saure Fraktion 1:10 und 1:100. Es konnten keine Winkel festgestellt werden. Eine andere Möglichkeit, Überkonzentrationen zu entdecken, besteht darin, daß man die Krümmungswinkel der Koleoptilen erst nach 18 Std mißt. Normale Krümmungen sind dann auf $\pm 0°$ zurückgegangen, während Überkonzentrationen nach dieser Zeit noch große negative Winkel

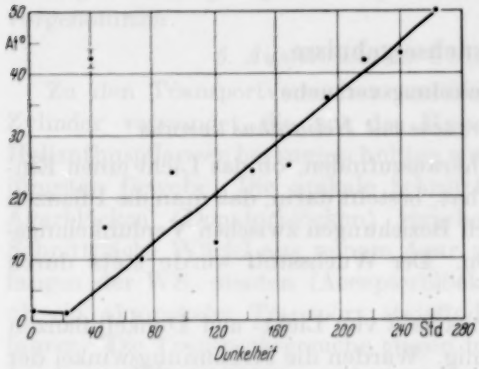


Abb. 1. Verdunkelungsversuch mit *Helianthus annuus*. Abszisse: Verdunkelungsdauer in Stunden. Ordinate: Winkelgrade im Avenatest (At°). Der Strich oben links gibt den mittleren Fehler des gesamten Versuches an

zeigen. Auch auf diese Weise konnte sichergestellt werden, daß keine Überkonzentrationen vorlagen.

Nur nebenbei soll erwähnt werden, daß junge *Helianthus*pflanzen, die die Kotyledonen noch enthalten, auch am Licht reichlich WS. besitzen.

Um unsere Ergebnisse auf eine breitere Basis zu stellen, führten wir nach der gleichen Methode Verdunkelungsversuche mit *Solanum lycopersicum* durch.

2. Verdunkelungsversuche mit Solanum lycopersicum

a) Rohextrakt. Wie bei *Helianthus annuus*, so ergab auch der Rohextrakt der Tomatenpflanzen kein verwertbares Ergebnis, da die WS.-Wirkung durch einen HS. überdeckt wurde.

b) Die neutrale Fraktion. Bei der Trennung des Rohextraktes in eine neutrale und saure Fraktion ging der HS. in die neutrale Fraktion über. Diese Fraktion kompensierte in 1,5facher Konzentration die Wirksamkeit einer IES-Konzentration von $2{,}5 \times 10^{-8}$ vollständig. Selbst die auf das 10fache verdünnte neutrale Fraktion kompensierte noch einen Teil der IES-Wirkung. Damit ist nachgewiesen, daß auch in *Solanum lycopersicum* ein neutraler, gut ätherlöslicher, schlechter wasserlöslicher HS. vorhanden ist.

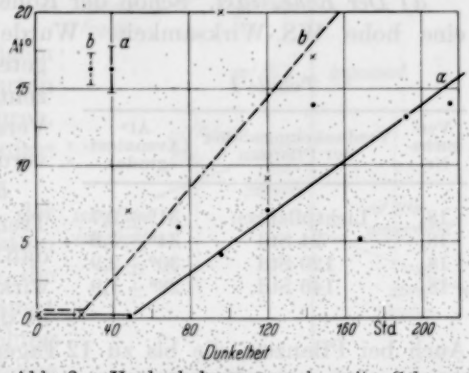


Abb. 2. Verdunkelungsversuch mit *Solanum Lycopersicum*. Abszisse: Verdunkelungsdauer in Stunden. Ordinate: Winkelgrade im Avenatest (At°). ×- - - × *b* gibt das Verhalten junger Pflanzen; ·——· *a* gibt das Verhalten älterer Pflanzen wieder. Die Striche oben links geben die mittleren Fehler der Versuche an

c) Die saure Fraktion. Die Abb. 2 gibt die Abhängigkeit des Auxingehaltes der Tomatenpflanzen von der Verdunkelungsdauer wieder. Kurve a zeigt das Verhalten der sauren Fraktionen von älteren, kräftigeren Pflanzen, während in Kurve b die Ergebnisse mit kleinen, jüngeren Pflanzen dargestellt sind. Die Lichtpflanzen enthalten wiederum so gut wie keinen extrahierbaren WS. Erst nachdem durch die Verdunkelung eine Kohlenhydratverarmung eingetreten ist, beginnt ein stetiger Anstieg des Auxingehaltes. Bei den älteren Pflanzen, die eine beträchtliche Kohlenhydratreserve haben, setzt dieser Anstieg erst nach 50stündiger Verdunkelung ein, während dies bei den jüngeren Pflanzen bereits nach 24 Std der Fall ist. Verdünnungsstufen der sauren Fraktion von Lichtpflanzen von 1 : 10 und 1 : 100 ergaben keine Winkel. Bei dem Auxin

der Tomatenpflanzen handelt es sich nach Kramer u. Went (1947) und Baumeister (1951) ebenfalls um Indol-3-Essigsäure.

3. Verdunkelungsversuche mit Brassica oleracea var. capitata L. f. alba

In den vorausgehenden Versuchen hatten wir festgestellt, daß man durch Verdunkelung die Konzentration des sauren Auxins — es handelt sich dabei um IES — innerhalb der Pflanzen stark erhöhen kann.

Uns interessierte nun, ob sich andere Auxine auch so verhalten würden. Wir zogen deshalb eine Crucifere als Versuchsobjekt heran. Jones, Bentley u. a. (1952) haben gefunden, daß in diesen hauptsächlich ein neutrales Auxin enthalten ist, welches sie als Indolacetonitril identifizieren konnten.

a) Der Rohextrakt. Schon der Rohextrakt der Lichtpflanzen zeigte eine hohe WS.-Wirksamkeit. Wurde in 1,25facher Konzentration getestet, so lagen bereits Überkonzentrationen vor, so daß in späteren Versuchen die Extrakte alle 1:10 verdünnt wurden.

Tabelle 1

Versuchs-Nr.	Verdunkelungsdauer der Pflanzen	At° (Avenatestgrade)
18_4	Lichtpflanzen	$31^0 \pm 2{,}7$
18_3	24 Std	$34^0 \pm 1{,}6$
18_2	120 Std	$30^0 \pm 2{,}9$
18_1	146 Std	$28^0 \pm 1{,}9$

b) Die neutrale Fraktion. Bei der Trennung des Extraktes ergab sich, daß bei Lichtpflanzen die wuchsstoffwirksame Substanz ausschließlich in der neutralen Fraktion vorliegt. Auch bei Pflanzen, die bis zu 12 Tagen verdunkelt wurden, konnten wir in der sauren Fraktion, die in 1,25facher Konzentration getestet wurde, keinen WS. nachweisen. Um die Beziehungen zwischen Verdunkelungsdauer und WS.-Gehalt zu ermitteln, testeten wir die Rohextrakte in 0,075facher Konzentration.

Aus der Tabelle 1 geht hervor, daß der WS.-Gehalt der *Kohlpflanzen* durch Verdunkelung nicht reduziert wird, sondern, wenn man von geringen Schwankungen absieht, gleichbleibt. Die Tatsache, daß man auch in verdunkelten Pflanzen niemals ein saures Auxin nachweisen kann, deutet darauf hin, daß das Indolacetonitril in den *Kohlpflanzen* nicht in IES umgewandelt werden kann.

4. Verdunkelungsversuche mit Nicotiana tabacum

Wie schon erwähnt, sind Avery u. Mitarbeiter (1937) bei Verdunkelungsversuchen mit *Nicotiana tabacum* mit der Wentschen Agarabfangmethode zu ganz anderen Ergebnissen wie wir in den vorausgehenden Versuchen gekommen. Wir überprüften daher seine Ergebnisse am selben Objekt mit unserer Extraktionsmethode.

a) Rohextrakt. Der Rohextrakt ergab sowohl schwach negative als auch schwach positive Winkel, was nach unseren bisherigen Erfahrungen darauf hindeutet, daß im Extrakt ein Hemmstoff vorhanden war.

b) Die neutrale Fraktion. Die neutrale Fraktion wirkte schwach hemmend.

c) Die saure Fraktion. Bei der Feststellung des Auxingehaltes der sauren Fraktionen von Licht- und Dunkelpflanzen stießen wir auf unerwartete Schwierigkeiten. In mehreren Versuchsserien fanden wir, daß die Testkoleoptilen nach $2^1/_4$ Std schwache negative Winkel von 3—6° aufwiesen. Erfolgte die Winkelmessung aber nach 4 Std, so waren positive Winkel von maximal 10 bis 15° festzustellen. Wir nahmen daher an, daß die Auxinwirkung durch einen weiteren Hemmstoff überdeckt bzw. beeinträchtigt wurde. Zur Entfernung des HS. schlugen wir 2 Wege ein.

Wir extrahierten mit wäßrigem Äthylalkohol (25%ig) und führten dann die übliche Trennung durch. Wir erhielten die gleichen Ergebnisse wie bei der Ätherextraktion.

Wir schüttelten die nach der Abtrennung der neutralen Fraktion zurückbleibende wäßrige Phase, die in der üblichen Weise angesäuert wurde, vor der Ätherausschüttelung 2mal kurz mit der doppelten Menge Petroläther aus. Da sich die IES in Petroläther so gut wie nicht löst, treten dabei keine WS.-Verluste auf. Der abgetrennte Petroläther wurde abgedampft und der Rückstand mit 2 cm³ Wasser aufgenommen. Auf diese Weise erhielten wir die saure Petrolätherfraktion. Eine Übersicht über den Trennungsverlauf gibt Abb. 3 wieder.

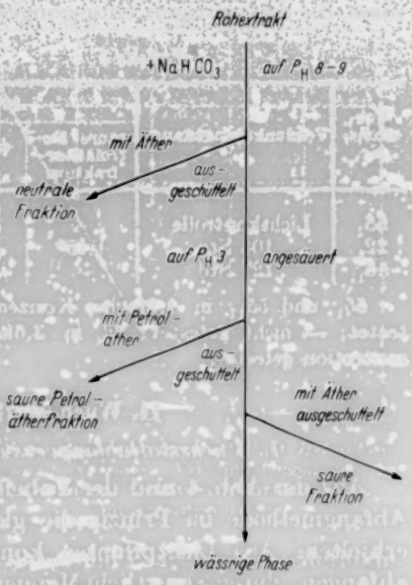


Abb. 3. Vergleiche den Text

Die saure Petrolätherfraktion rief im direkten *Avenatest* nur positive Winkel hervor, welche nach 4 Std maximal 15° erreichten. Dagegen ergab jetzt die saure Ätherfraktion von verdunkelten Pflanzen ausschließlich negative Winkel. Über die Ergebnisse unterrichtet Tabelle 2. Aus ihr geht hervor, daß sich *Nicotiana tabacum* genau so wie die anderen von uns untersuchten Pflanzen verhält. Durch Verdunkelung wird der Auxingehalt der Pflanzen vermehrt.

Interessant ist der Befund, daß in *Nicotiana* ein saurer HS. vorhanden ist, der gut äther- und petroläther-, weniger gut wasserlöslich ist.

Die Tatsache, daß mit steigender Verdunkelungsdauer der WS.-Gehalt der Pflanzen nicht ab-, sondern zunimmt, zeigt eindeutig, daß Licht zur WS.-Bildung nicht notwendig ist und daß auch die mittels der Photo-

synthese produzierten Kohlenhydrate keine unmittelbare Rolle bei der Auxinbildung spielen.

Die WS.-Anreicherung, die man in den Pflanzen durch Verdunkelung erreichen kann, spricht gerade für das Gegenteil. Wir wollen jedoch die Ursache für diese Erhöhung des Auxingehaltes erst später erörtern, wenn wir experimentelle Tatsachen für eine Erklärung anführen können.

Die eingangs von uns erwähnten Autoren erzielten dagegen Ergebnisse, die den unsrigen entgegengesetzt sind. Um festzustellen, ob diese gegensätzlichen Ergebnisse allein auf den unterschiedlichen Methoden der WS.-Gewinnung beruhen, wiederholten wir unsere Verdunkelungsversuche und wendeten die von jenen Autoren gebrauchte Wentsche Agarabfangmethode zur Auxingewinnung an.

Tabelle 2

Versuchs-Nr.	Verdunkelungsdauer	At°	
		saure Petroläther-fraktion	saure Äther-fraktion
55_1	Lichtkontrolle	–	0°
22_1	104 Std	+ 15°	− 15° ± 1,7
55_{11}	127 Std	–	− 18° ± 0,9

55_1 und 55_{11} in 1,8facher Konzentration getestet; — nicht getestet; 22_1 in 3,6facher Konzentration getestet.

II. Wuchsstoffabfangversuch

1. Wuchsstoffabfangversuche mit Helianthus annuus

Aus der Abb. 4 und der Tabelle 3 ist zu ersehen, daß wir mit der Abfangmethode im Prinzip die gleichen Ergebnisse wie jene Autoren erhielten. Aus Lichtpflanzen konnten wir verhältnismäßig viel WS. abfangen, durchschnittlich Mengen, die im *Avenatest* Winkel um 20° ergaben. Nach 40—50stündiger Verdunkelung gaben die Pflanzen so gut wie keinen WS. mehr ab. Die Tatsache, daß man aus Lichtpflanzen WS. abfangen, in den Extrakten von Lichtpflanzen keinen oder nur sehr wenig nachweisen kann, scheint im Widerspruch zueinander zu stehen oder zumindest gegen die Brauchbarkeit der Extraktionsmethode zu sprechen. Dieser Widerspruch löst sich aber sofort auf, wenn man einmal die WS.-Konzentrationen betrachtet, die in den jeweiligen Agartestwürfeln vorliegen. Bei den Verdunkelungsversuchen (Extraktionsversuchen) betrug die WS.-Konzentration in den Agarwürfeln das 0,75—2,0fache der natürlichen Konzentration. Bei den Abfangversuchen ließen wir den WS. aus einem Sproßgipfel (etwa 1 g Frischgewicht) in einen einzigen Agarwürfel von 2,5 × 2,5 × 1,5 mm diffundieren. Nimmt man an, daß aus dem Sproßgipfel nur die Hälfte des vorhandenen WS. in diesen Würfel übergeht, so liegt er dort in ungefähr 50facher Konzentration vor. Weiterhin muß man berücksichtigen, daß durch die Extraktion nur der momentan vorliegende WS. erfaßt wird, während man mit der Abfangmethode zusätzlich auch den WS. erhält, der während der Abfangzeit von 2 Std neu produziert und nach unten abtransportiert wird.

2. Wuchsstoffabfangversuche mit Nicotiana tabacum

Mit Tabakpflanzen erhielten wir die gleichen Ergebnisse wie AVERY u. Mitarbeiter (1937) und wie wir mit *Helianthus annuus* (vgl. Tabelle 5). Die Tabakpflanzen geben im Dunkeln länger WS. ab als die *Helianthus*-pflanzen. Das liegt, wie wir später sehen werden, daran, daß die viel kräftigeren Tabakpflanzen eine viel größere Kohlenhydratreserve besitzen als jene. Übrigens geben die jüngsten und am stärksten wachsenden Blätter bei weitem den meisten WS. ab. Wir fanden folgende Werte:

1. (jüngstes) Blatt 1 cm lang 30^0
2. Blatt . . . . . 10^0
3. Blatt . . . . . 4^0

Die gegensätzlichen Resultate, die bei der Bestimmung des WS.-Gehaltes von verdunkelten Pflanzen erzielt wurden, beruhen also eindeutig auf den unterschiedlichen Methoden der WS.-Gewinnung. Während man durch Extraktion aus verdunkelten Pflanzen große WS.-Mengen gewinnen kann, war mit der WENTschen Agarabfangmethode aus solchen Pflanzen kein WS. zu erhalten. Es erhebt sich daher die Frage, welche Methode den tatsächlichen Gehalt von WS. innerhalb der Pflanze wiedergibt.

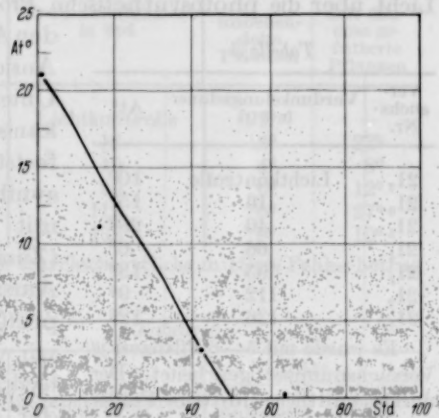


Abb. 4. Auxinabfangversuche mit *Helianthus annuus*. Abszisse: Verdunkelungsdauer in Stunden. Ordinate: Winkelgrade im *Avena*test (At°)

Schon LINSER (1940) ist der Meinung, daß die Agarabfangmethode keine Werte ergibt, die als Maßstab für den absoluten oder relativen WS.-Gehalt eines pflanzlichen Organes geeignet sind. Dieses ist auch ohne weiteres verständlich, wenn man sich einmal die Voraussetzungen dieser Methode klarmacht.

Da die Diffusionsstrecke für IES in pflanzlichen Geweben etwa 2 mm/h beträgt, so könnte in den Abfangwürfel nur der WS. überdiffundieren, der sich in unmittelbarer Nähe der Schnittfläche befindet. Bei einer Abfangzeit von 2 Std würde auf diese Weise nur ein Teil des WS. erfaßt werden, der in dem Gewebe vorhanden ist, welches sich 4 mm über der Schnittfläche befindet. WS. aus dem weiter entfernteren Gewebe kann nur dann abgefangen werden, wenn er aktiv an die Schnittfläche herantransportiert wird. Danach hängt die WS.-Menge, die man mit der Agarabfangmethode gewinnen kann, nicht nur von der vorhandenen WS.-Menge ab, sondern vielmehr von der Aktivität und Kapazität des Transportsystems, welches Auxin an die Schnittfläche heranbefördert. Von diesen Gedankengängen ausgehend kamen wir zu der Arbeitshypothese, daß das Licht nicht für die WS.-Bildung notwendig

ist, sondern für das normale Funktionieren des Auxintransportsystems. Hinweise über den Mechanismus dieser Lichtwirkung konnten wir aus den Versuchen Averys und unseren eigenen ziehen. Avery fand, daß alle Faktoren, die die Photosynthese begünstigten, auch die WS.-Abgabe förderten. Wir selbst stellten durch die Verdunkelungsversuche fest, daß Auxinhaushalt und Kohlenhydrathaushalt in einer Beziehung zueinander stehen dürften. Wir kamen daher zu dem Schluß, daß das Licht über die photosynthetische Produktion von Kohlenhydraten auf den Auxintransport einwirkt. In dieser Ansicht wurden wir noch durch die Untersuchungen verschiedener amerikanischer Autoren bestärkt, welche feststellten, daß die Translokation von synthetischen Auxinen nur zusammen mit Kohlenhydraten vor sich geht (Zusammenfassungen bei Crafts 1951, Arisz 1952, Leopold 1955). Wir überprüften unsere Arbeitshypothese, indem wir verdunkelte Pflanzen mit Kohlenhydraten fütterten und den WS. nach der Agarabfangmethode gewannen.

Tabelle 3

Versuchs-Nr.	Verdunkelungsdauer in Std	At°
21_7	Lichtkontrolle	10°
21_6	16	15°
21_5	40	29°
21_4	66	6°
21_3	95	13°
21_2	112	9°
21_1	136	12°

Es wurde mit 5—6 Pflanzen je Versuchsnummer gearbeitet. Der durchschnittliche mittlere Fehler betrug $\pm$ 2,6.

III. Kohlenhydratfütterungs- und Wuchsstoffabfangversuche

Erst nach vielen Versuchen gelang es uns, eine geeignete Methode für die Kohlenhydratapplikation zu finden. Sobald die Pflanzen ins Dunkle gestellt worden waren, sprühten wir 3mal täglich eine 0,14 m- oder 0,2 m-Glucoselösung mit einem Parfümzerstäuber auf die Blätter, und zwar so, daß die Blattober- und -unterseiten gut befeuchtet waren. Daß Zucker in intakte Blätter eintreten kann, ist für verschiedene Species beschrieben worden (neuerdings von Went u. Carter 1948). Die Kontrollpflanzen blieben unbehandelt. Der WS. wurde auf die übliche Weise abgefangen.

1. Helianthus annuus

Wie aus den Tabellen 3 und 4 zu ersehen ist, fanden wir unsere Arbeitshypothese vollauf bestätigt. Während unbehandelte Dunkelpflanzen nach spätestens 40—50 Std ihre WS.-Abgabe einstellten (vgl. Abb. 4 und Tabelle 4), konnten wir aus mit Glucose gefütterten Pflanzen auch nach 136 Std Dunkelheit noch WS. abfangen (Tabelle 3).

Noch besser kommt in Tabelle 4 die Abhängigkeit der WS.-Abgabe von der Kohlenhydratversorgung zum Ausdruck. Wie ließen unbehandelte und behandelte Pflanzen in einer Versuchsserie nebeneinander laufen.

Wir erhielten in 4 Versuchsserien prinzipiell die gleichen Ergebnisse, so daß die Schlußfolgerungen, die wir aus diesen Versuchen ziehen,

trotz der WS.-Schwankungen, die innerhalb der einzelnen Versuche auftreten, gesichert sind.

Durch Extraktionsversuche konnten wir feststellen, daß in solchen mit Glucose gefütterten Pflanzen der WS.-Gehalt gegenüber unbehandelten Dunkelkontrollen zum Teil erheblich herabgesetzt war.

Tabelle 4

Versuchs-Nr.	Verdunkelungsdauer in Std	At°	
		unbehandelte Pflanzen	mit Glucose gefütterte Pflanzen
23_6	Lichtkontrolle	22°	—
23_5	18	18°	23°
23_4	40	4°	8°
23_3	95	0°	12°
23_2	112	0°	27°
23_1	138	0°	10°

Der durchschnittliche mittlere Fehler betrug ± 3,4.

Tabelle 5

Versuchs-Nr.	Verdunkelungsdauer in Std	At°	
		unbehandelte Pflanzen	mit Glucose gefütterte Pflanzen
24_1	Lichtkontrolle	31°	—
24_2	43	7°	11°
24_3	91	9°	15°
24_4	146	0°	8°

Der durchschnittliche mittlere Fehler betrug ± 2,1.

2. *Nicotiana tabacum*

Bei *Nicotiana* sprühten wir eine 0,28 m-Glucoselösung auf die Blätter der Dunkelpflanzen auf. Obwohl die Lösung nur schlecht von den Blättern an- und aufgenommen wurde, erhielten wir, wie aus der Tabelle 5 zu entnehmen ist, die gleichen Ergebnisse wie *bei Helianthus annuus*.

Es steht damit fest, daß die WS.-Abgabe der Pflanzen an das Vorhandensein von Kohlenhydraten gebunden ist, und zwar sind diese zur Aufrechterhaltung des Auxintransportes notwendig.

Weitere unmittelbare Beweise dafür erbrachten wir durch Auxintransportversuche, die wir nach der Zylindermethode von VAN DER WEIJ (1932) und LEOPOLD u. GUERNSEY (1953) vornahmen.

IV. Transportversuche

Wenn unsere Hypothese, daß Kohlenhydrate für den Auxintransport notwendig sind, richtig ist, so durften Zylinder aus verdunkelten Pflanzen keinen oder jedenfalls weniger künstlich gebotenen WS. transportieren, als solche aus Lichtpflanzen. Für diese Transportversuche sind Zylinder aus den Hypokotylen von *Helianthus*keimpflanzen besonders gut geeignet, da sie keinen eigenen WS. abgeben (v. GUTTENBERG u. EIFLER 1952, VIEHMANN 1938). Wir konnten in eigenen Versuchen diese Angaben bestätigen. Parallel dazu stellten wir auch Transportversuche mit Epikotylzylindern an.

1. Transportversuche mit Zylindern aus Lichtpflanzen

Wir stellten zunächst fest, in welchen Mengen verschiedene IES-Konzentrationen, die wir in Agarwürfeln boten, durch die Hypokotylzylinder transportiert wurden und ob dieser Transport stets streng basipetal verläuft (vgl. Tabelle 6).

Bei der Konzentration 5×10^{-5} liegt die transportierte Menge wahrscheinlich schon im hemmenden Konzentrationsbereich. Von den Konzentrationen 5×10^{-6} und 5×10^{-7} werden etwa gleiche Mengen durch die Zylinder transportiert. Dagegen wird die Konzentration 10^{-7} in geringeren Mengen durch die Hypokotylzylinder bewegt. Dieses dürfte auch der Grund dafür sein, daß man aus Keimpflanzen von *Helianthus annuus* keinen WS. abfangen kann. Epikotylzylinder zeigen diesen Abfall der Transportkapazität bei 10^{-7} g/cm³ IES nicht, sie transportieren von dieser Konzentration etwa die gleiche Menge wie von den anderen Konzentrationen. Ein akropetaler IES-Transport konnte in keinem Falle, auch nicht bei den unphysiologischen Konzentrationen, festgestellt werden.

Tabelle 6

IES-Konzentration in g/cm³	Transportrichtung	At° der Acceptorblöcke
5×10^{-5}	basipetal	$33^0\pm8{,}2$
5×10^{-5}	akropetal	0^0
5×10^{-6}	basipetal	$45^0\pm3{,}3$
5×10^{-6}	akropetal	0^0
5×10^{-7}	basipetal	$43^0\pm1{,}6$
5×10^{-7}	akropetal	0^0
10^{-7}	basipetal	$15^0\pm2{,}2$
10^{-7}	akropetal	0^0

In unseren Transportversuchen arbeiteten wir im allgemeinen mit der IES-Konzentration von 5×10^{-7} g/cm³. Diese Konzentration liegt noch im physiologischen Bereich und wird andererseits durch die Zylinder in Mengen transportiert, die es gestatten, Unterschiede in der Transportkapazität im *Avena*test gut zu erfassen. Die Transportkapazität ist weiterhin vom Alter des Gewebes abhängig (Leopold u. Guernsey 1953). Wir fanden ebenfalls, daß in jungem Gewebe der Transportmechanismus aktiver ist als in älterem. Wir verwendeten daher innerhalb einer Versuchsserie auch immer gleich alte Pflanzen und schnitten die Zylinder immer aus dem jüngsten Gewebe heraus.

2. Transportversuche mit Zylindern aus Licht- und Dunkelpflanzen

Wir stellten *Helianthus*keimpflanzen ins Dunkle und entfernten zum Teil die Kotyledonen, so daß nur noch die Hypokotylstümpfe vorhanden waren. Aus diesen Pflanzen schnitten wir nach 117 Std Dunkelheit 5 mm lange Zylinder heraus. Die Ergebnisse sind in Tabelle 7 wiedergegeben.

Zylinder, die aus intakten Dunkelpflanzen herausgeschnitten wurden, transportieren also die gleiche Auxinmenge wie Zylinder aus Lichtkontrollen, obwohl diese Pflanzen 117 Std im Dunkeln gestanden hatten. Dieses Ergebnis ist nicht überraschend, da den Keimpflanzen in den

Tabelle 7

Versuchs-Nr.	Behandlung der Pflanzen	At° der Acceptorblöcke
42_4	intakte Keimpflanzen am Licht	$29^0 \pm 1{,}8$
42_2	intakte Keimpflanzen im Dunkeln	$30^0 \pm 1{,}8$
42_3	Keimpflanzen ohne Kotyledonen am Licht	$17^0 \pm 2{,}7$
42_1	Keimpflanzen ohne Kotyledonen im Dunkeln	$12^0 \pm 1{,}7$

Kotyledonen reichlich Kohlenhydratreserven zur Verfügung stehen, die es den Pflanzen gestatten, auch im Dunkeln für lange Zeit einen normalen WS.-Transport aufrechtzuerhalten. Gleichzeitig geht daraus hervor, daß der Einfluß des Lichtes auf den Auxintransport nicht direkter Natur sein kann.

Das Bild ändert sich sofort, wenn wir den Pflanzen die Kohlenhydratreserven nehmen, indem wir die Kotyledonen entfernen und die Pflanzen dann ins Dunkle stellen. Jetzt ist die Transportleistung stark herabgesetzt. Zylinder aus Lichtpflanzen ohne Kotyledonen transportieren etwas mehr WS. als solche von Dunkelpflanzen. Auch das ist leicht zu erklären. Der Hypokotylstumpf kann am Licht noch etwas assimilieren. Diese Assimilation reicht aber natürlich nicht aus, um einen normalen Kohlenhydrathaushalt und damit einen normalen WS.-Transport aufrechtzuerhalten. Auffallend ist die Tatsache, daß man bei Hypokotylzylindern auch durch noch längeres Verdunkeln die Transportleistung nicht bis auf Null herabdrücken kann. Bei diesem Resttransport kann es sich keinesfalls um ein diffusives Durchwandern der Zylinder handeln, da wir bei akropetaler Transportrichtung diesen Effekt niemals beobachteten. Wahrscheinlich hängt diese Erscheinung damit zusammen, daß man durch Verdunkelung zwar eine Kohlenhydratverarmung, aber nur sehr schwer eine vollständige Entfernung aller Kohlenhydrate erreicht. Auch eine andere Methode, die wir zu diesem Zweck anwendeten, führte zu keinem vollen Erfolg. Wir schnitten aus Hypokotylen 2 cm lange Stücke heraus und legten sie in Petrischalen, die mit Aqua dest. gefüllt waren. Diese Schalen wurden ins Dunkle gestellt. Erst

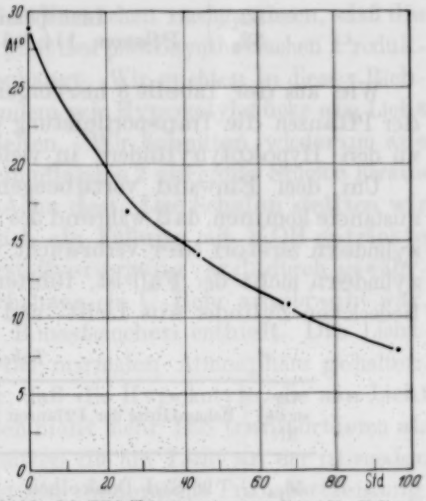


Abb. 5. IES-Transportversuche mit *Helianthus*hypokotylzylindern. Abszisse: Verdunkelungsdauer in Stunden. Ordinate: transportierte IES-Menge in *Avena*testgraden

aus diesen Hypokotylstücken schnitten wir kurz vor Durchführung des Transportversuches die Transportzylinder heraus. Abb. 5 zeigt den Abfall der Transportleistung dieser Zylinder mit der Dauer der Verdunkelung.

Die gleichen Ergebnisse erhielten wir mit Epikotylzylindern, die wir aus älteren intakten Pflanzen herausschnitten.

Tabelle 8

Versuchs-Nr.	Behandlung der Pflanzen	At° der Acceptorblöcke
52_1	Lichtpflanzen	$38^0 \pm 3{,}5$
52_2	Pflanzen 114 Std im Dunkeln	0^0

Wie aus der Tabelle 8 hervorgeht, kann man durch Verdunkelung der Pflanzen die Transportleistung der Epikotylzylinder im Gegensatz zu den Hypokotylzylindern in vielen Fällen bis auf Null reduzieren.

Um dem Einwand vorzubeugen, daß unsere Ergebnisse dadurch zustande kommen, daß während des Transportes die IES in den Dunkelzylindern zerstört oder verbraucht wird, während dieses in den Lichtzylindern nicht der Fall ist, führten wir folgenden Versuch aus. Wir bedeckten Zylinder aus Licht- und Dunkelpflanzen auf der apikalen

Tabelle 9

Versuchs-Nr.	Behandlung der Pflanzen	Analysierte Blöcke	At°
56_{1a}	96 Std Dunkelheit	Donatorblöcke	$47^0 \pm 4{,}1$
56_{1b}	96 Std Dunkelheit	Acceptorblöcke	$12^0 \pm 1{,}6$
56_{2a}	Lichtpflanzen	Donatorblöcke	$33^0 \pm 1{,}8$
56_{2b}	Lichtpflanzen	Acceptorblöcke	$33^0 \pm 2{,}1$
56_3	—	Kontrollblöcke	$59^0 \pm 2{,}7$

Schnittfläche mit Agarblöcken, die 10^{-7} g/cm³ IES enthielten und fingen den WS. in reinen Agarblöcken ab. Nach 4 Std Transportzeit untersuchten wir Donator- und Acceptorblöcke auf ihren WS.-Gehalt. Gleichzeitig testeten wir zur Kontrolle Blöcke, die 10^{-7} g/cm³ IES enthielten.

Es wurde mit Epikotylzylindern gearbeitet, die aus 20 Tage alten Pflanzen herausgeschnitten worden waren. Aus der Tabelle 9 ist zu entnehmen, daß bei den Dunkelzylindern nur wenig IES aus den Donatorblöcken ausgewandert ist und daß sich diese Menge 100%ig in den Acceptorblöcken wiederfindet, wie ein Vergleich mit den Kontrollblöcken (Vers.-Nr. 56_3) ergibt. Dagegen ist bei den Lichtzylindern viel mehr IES aus den Donatorblöcken verschwunden. Daß man in den Acceptorblöcken der Lichtzylinder sogar mehr IES findet als aus den Donatorblöcken ausgewandert ist, liegt daran, daß diese Zylinder auch

etwas eigenen WS. abgeben. Aus diesen Resultaten geht deutlich hervor, daß durch die Verdunkelung einzig und allein der Auxintransport herabgesetzt wird und daß WS.-Inaktivierung oder -Verbrauch in den Dunkelzylindern keine Rolle spielen.

Damit dürfte unsere Arbeitshypothese, daß das Licht für die Aufrechterhaltung des normalen WS.-Transportes notwendig ist, bewiesen sein.

3. Transportversuche mit Zylindern, die aus Hypokotylen und Epikotylen von Pflanzen geschnitten wurden, die in einer CO_2-freien Atmosphäre gestanden hatten

Wir haben in den vorausgehenden Versuchen nachgewiesen, daß die Lichtwirkung auf den WS.-Transport mit der photosynthetischen Produktion von Kohlenhydraten zusammenhängt. Wir suchten in dieser Richtung weitere Beweise zu erlangen, indem wir Hypokotylstücke am Licht in einer CO_2-freien Atmosphäre hielten. Wir schnitten wiederum aus den Hypokotylen von Helianthuskeimpflanzen 2 cm große Stücke heraus und legten sie in Petrischalen mit Aqua dest. Die Schalen stellten wir dann in einen Exsiccator, indem sich als Füllung mit KOH getränkte Bimssteinchen befanden. Die Sauerstoffversorgung war dadurch gewährleistet, daß anstelle des Exsiccatorhahnes ein U-Rohr angebracht war, das ebenfalls mit KOH getränkte Bimssteinchen enthielt. Die Licht- und Dunkelkontrollen wurden an der normalen Atmosphäre gehalten.

Aus der Tabelle 10 geht hervor, daß die Hypokotyle, die am Licht ohne CO_2 gehalten wurden, praktisch nicht mehr IES transportieren als die Dunkelkontrollen. Dagegen besitzen die am Licht an der normalen Atmosphäre gehaltenen Hypokotylstücke die doppelte Transportleistung, da sie normal assimilieren können. Die gleichen Resultate erhielten wir,

Tabelle 10

Versuchs-Nr.	Behandlung der Hypokotylstücke	At° der Acceptorblöcke nach	
		1 Std Transportzeit	2 Std Transportzeit
41_2	118 Std im Dunkeln	0°	11° ± 2,5
41_3	118 Std am Licht ohne CO_2	4° ± 0,3	14° ± 2,3
41_4	118 Std am Licht mit CO_2	6° ± 0,4	24° ± 1,5
41_1	Zylinder aus intakten Lichtpflanzen	11° ± 1,8	34° ± 2,0

wie aus der Tabelle 11 zu entnehmen ist, bei Versuchen mit Epikotylzylindern. Bei diesem Versuch setzten wir ganze abgeschnittene Sproßgipfel von erwachsenen Pflanzen, die im Leitungswasser standen, den obengenannten Bedingungen aus. Der ganze Versuch lief über 96 Std.

Wie aus der Kontrolle 56_6 hervorgeht, wird durch das Abschneiden der Sproßgipfel der Transportmechanismus nicht gestört.

Auch hieraus geht hervor, daß Zylinder, die aus Sproßgipfeln geschnitten wurden, die am Licht ohne CO_2 gehalten worden waren und daher nicht assimilieren konnten, nicht mehr IES transportieren als die Zylinder aus den Dunkelkontrollen. Wir möchten aber darauf hinweisen, daß es uns in mehreren Fällen nicht gelang, die Transportleistung der Sproßgipfel, die ohne CO_2 gehalten wurden, voll auf den Wert der Dunkelkontrollen herabzudrücken. Wir sind der Meinung, daß anscheinend schon die Reassimilation des Atmungs-CO_2 anscheinend genügt, um einen eingeschränkten Auxintransport aufrechtzuerhalten. In dieser Richtung dürften auch die eingangs erwähnten Ergebnisse Averys zu interpretieren sein. Er konnte aus Tabakpflanzen, die er in einer CO_2-freien Atmosphäre gehalten hatte, trotzdem noch WS. abfangen. Wir erhielten bei Wiederholung dieses Versuches ähnliche Ergebnisse.

Tabelle 11

Versuchs-Nr.	Behandlung der Sproßgipfel	At° der Acceptorblöcke
56_6	am Licht mit CO_2	$41^0 \pm 1{,}5$
56_7	am Licht ohne CO_2	$11^0 \pm 1{,}9$
56_8	Dunkelkontrolle	$8^0 \pm 1{,}7$

4. Transportversuche mit Zylindern aus Dunkelpflanzen, die mit Kohlenhydraten gefüttert wurden

Wir verwendeten wiederum abgeschnittene Sproßgipfel, die wir in Leitungswasser bzw. Rohrzuckerlösungen stellten und dann in den Dunkelraum brachten, wo sie 90 Std standen. Einen Teil der Sproßgipfel besprühten wir auf die übliche Weise mit Glucose- und Rohrzuckerlösungen. Die Transportzylinder wurden aus diesen Sproßgipfeln herausgeschnitten.

Tabelle 12

Versuchs-Nr.	Behandlung der Sproßgipfel	At° der Acceptorblöcke
56_6	Lichtkontrolle	$41^0 \pm 1{,}5$
56_8	Dunkelkontrolle	$8^0 \pm 1{,}7$
56_2	verdunkelt und mit 0,2 m Glucoselösung besprüht	$47^0 \pm 2{,}6$
56_4	verdunkelt und mit 0,2 m Rohrzuckerlösung besprüht	$50^0 \pm 3{,}5$
56_3	verdunkelt und mit der Basis in 0,2 m Rohrzuckerlösung gestellt	$16^0 \pm 2{,}3$

Aus der Tabelle 12 ist zu entnehmen, daß durch eine Kohlenhydratfütterung der verdunkelten Sproßgipfel durch Besprühen mit Zuckerlösungen die Lichtwirkung vollständig ersetzt werden kann. Die

Transportleistung der behandelten Pflanzen ist sogar größer als die der Lichtkontrolle, wobei es vollständig gleich ist, ob man mit Glucose- oder Rohrzuckerlösung besprüht. Auch durch Einstellen der Sproßgipfel in eine Rohrzuckerlösung konnte der Auxintransport gegenüber der Dunkelkontrolle erhöht werden, allerdings längst nicht in dem Maße, wie durch das Besprühen.

Durch diese Versuche dürfte unsere Arbeitshypothese, daß das Licht nicht direkt, sondern über die Assimilation für den Auxintransport notwendig ist, hinreichend bewiesen worden sein.

5. Versuche über die Rolle der Kohlenhydrate beim Auxintransport

Da die bisher für den klassischen polaren Auxintransport diskutierten Mechanismen (Söding 1952, Leopold 1955) keinen direkten Anknüpfungspunkt dafür geben, die Rolle der Kohlenhydrate zu erklären, überprüften wir einige andere naheliegende Möglichkeiten.

Tabelle 13

Versuchs-Nr.	Filterpapier getränkt mit	At° der Acceptorblöcke
50_7	IES	$29^0 \pm 2{,}3$
50_1	IES + 0,1 m Rohrzuckerlösung	$27^0 \pm 3{,}2$
50_2	IES + 0,2 m Rohrzuckerlösung	$31^0 \pm 2{,}7$
50_3	IES + 0,4 m Rohrzuckerlösung	$29^0 \pm 0{,}3$
50_4	IES + 0,1 m Glucoselösung	$30^0 \pm 2{,}5$
50_5	IES + 0,2 m Glucoselösung	$33^0 \pm 4{,}0$
50_6	IES + 0,4 m Glucoselösung	$31^0 \pm 2{,}5$

Von verschiedenen amerikanischen Autoren ist nachgewiesen worden (u. a. von Weintraub u. Brown 1950), daß synthetische Auxine, die man den Pflanzen in hohen Dosen zuführt, im Phloem mit dem Kohlenhydratstrom transportiert werden. Ohne in die Auseinandersetzungen eingreifen zu wollen, die über den Mechanismus der Kohlenhydrattranslokation geführt werden, untersuchten wir, ob in unserem Fall ein Transport der IES zusammen mit den Kohlenhydraten nach der Münchschen Druckstromtheorie möglich ist.

Wir legten Hypokotylstücke während der Verdunkelungsdauer von mehreren Tagen in Zuckerlösungen und stellten dann die Transportzylinder, die wir aus diesen schnitten, mit der apikalen Schnittfläche auf Filterpapier, das mit IES getränkt war. Oben fingen wir den WS. mit Agarwürfeln ab, die ebenfalls Zucker enthielten. Die mit den Zuckerlösungen gesättigten Zylinder üben dann einen osmotischen Sog auf die wäßrige IES-Lösung aus. Obwohl wir mit 0,18—0,014 m Glucoselösungen arbeiteten, konnten wir auf diese Weise keinen IES-Transport erhalten. Ebenso lieferten die verschiedensten Modifikationen dieses Versuches, die wir vornahmen, nur negative Ergebnisse. Am deutlichsten kommt im folgenden Versuch zum Ausdruck, daß der Auxintransport nicht durch ein passives Mitreißen im Druckstrom erfolgt. Wir stellten Transportzylinder aus den Hypokotylen

von Lichtpflanzen mit der apikalen Schnittfläche auf Filterpapier, das nicht nur mit IES-Lösung, sondern auch mit Glucose- und Rohrzuckerlösungen verschiedener Konzentration getränkt war. Da die Zuckermoleküle während der Transportzeit von 2 Std kaum in die Zylinder eindringen, üben diese Zuckerlösungen einen osmotischen Sog auf die Zylinder aus.

Aus der Tabelle 13 geht hervor, daß dadurch der normale Auxintransport in Lichtzylindern nicht im geringsten gestört wird.

Damit scheidet nach unserer Meinung die Münchsche Druckstromtheorie für eine Erklärung des polaren Auxintransportes aus.

Aus den folgenden Experimenten geht hervor, daß beim klassischen polaren Auxintransport die Auxine überhaupt nicht zusammen mit den Kohlenhydraten wandern, gleich, nach welchem Mechanismus diese transportiert werden.

Wir stellten Sproßgipfel von *Helianthus annuus* mit der Basis in 0,2 m Rohrzuckerlösungen und hielten sie 96 Std im Dunkeln. Ein Anhaltspunkt dafür, daß dann Rohrzucker aus der Lösung in den Sproßgipfel gewandert ist, besteht darin, daß bei solchen Pflanzen das Internodium zwischen erstem und zweitem Blattpaar stärker gestreckt ist als bei den Wasserkontrollen, und daß Transportzylinder aus diesen Sproßgipfeln doppelt soviel IES basipetal transportieren (vgl. Vers.-Nr. 56_5) als die aus den Kontrollen (56_8). Tabelle 14 gibt die Ergebnisse der Transportversuche wieder.

Tabelle 14

Versuchs-Nr.	Behandlung der Sproßgipfel	Transportrichtung	At° der Acceptorblöcke
56_6	Lichtkontrolle	basipetal	$41° \pm 1{,}5$
56_8	Dunkelkontrolle	basipetal	$8° \pm 1{,}7$
56_5	verdunkelt und mit Basis in 0,2 m Rohrzuckerlösung	basipetal	$16° \pm 2{,}3$
58_1	verdunkelt und mit Basis in 0,2 m Rohrzuckerlösung	akropetal	0°

Wie aus der Vers.-Nr. 58_1 hervorgeht, erfolgt in der Richtung des Kohlenhydratstromes von unten nach oben, also akropetal, kein IES-Transport. Dagegen wurde in diesen Sproßgipfeln IES verstärkt basipetal, d. h. dem Kohlenhydratstrom entgegengesetzt transportiert. In diesem Versuch besteht natürlich die Möglichkeit (obwohl die Sproßgipfel in einer feuchten Kammer gehalten wurden), daß der Rohrzucker im Transpirationsstrom mit nach oben gerissen wird und dann erst von dort im Phloem wieder abwärts wandert, wobei er dann die IES natürlich nur basipetal mitnehmen könnte. Um diese Fehlerquelle auszuschalten, arbeiteten wir im folgenden Versuch mit intakten Keimpflanzen,

die die Kotyledonen noch besaßen, andererseits aber schon ein Epikotyl, mit zwei Blattpaaren ausgebildet hatten. Die Pflanzen wurden 114 Std. im Dunkeln gehalten. Wie zu erwarten, wurde dabei das Epikotyl erheblich verlängert. Tabelle 15 gibt die Versuchsergebnisse wieder.

Da Hypokotylzylinder aus intakten Dunkelpflanzen kräftig IES basipetal transportieren (s. 52_6), müssen die Kotyledonen nach 114stündiger Verdunkelung noch reichlich Kohlenhydrate enthalten. Dagegen sind die Sproßgipfel nach dieser Zeit bereits an Kohlenhydraten verarmt. Das geht daraus hervor, daß Epikotylzylinder aus Dunkelpflanzen, bei denen die Kotyledonen entfernt wurden, keine IES mehr basipetal transportieren (s. 52_2). Es müssen daher bei intakten Dunkelpflanzen zweifellos Kohlenhydrate im Phloem aus den Kotyledonen in den Sproßgipfel wandern; daß dieses auch tatsächlich der Fall ist, wird durch die Verlängerung der Epikotyle dieser Pflanzen angezeigt und dadurch, daß Epikotylzylinder dieser Pflanzen IES basipetal tranportieren (s. 52_4), während Zylinder aus Dunkelpflanzen ohne Kotyledonen keinen IES-Transport zeigten (s. 52_2).

Tabelle 15

Versuchs-Nr.	Zylinder aus dem	Behandlung der Pflanzen	Transportrichtung	At° der Acceptorblöcke
52_2	Epikotyl	verdunkelt, Kotyledonen entfernt	basipetal	0°
52_1	Epikotyl	Lichtkontrolle, Kotyledonen entfernt	basipetal	$38° \pm 3{,}5$
52_4	Epikotyl	verdunkelt, intakte Pflanzen	basipetal	$12° \pm 2{,}5$
52_5	Epikotyl	intakte Pflanzen verdunkelt	akropetal	0°
52_6	Hypokotyl	intakte Pflanzen verdunkelt	basipetal	$34° \pm 1{,}7$

Trotzdem transportierten auch hier, wie aus Vers.-Nr. 52_5 hervorgeht die Epikotylzylinder in keinem Falle IES in Richtung des Kohlenhydratstromes, also akropetal, sondern nur diesem entgegengesetzt, basipetal.

Um einen weiteren Beweis dafür zu erlangen, daß der normale polare Auxintransport nicht an die Kohlenhydrattranslokation gebunden ist, bestimmten wir die Geschwindigkeit des Auxintransportes. Wir verwendeten 5 mm und 10 mm lange Zylinder aus den Hypokotylen von *Helianthus*keimpflanzen, die am Licht gestanden hatten.

Wir möchten vorausschicken, daß man bei solchen Geschwindigkeitsbestimmungen nicht in den Fehler verfallen darf, einfach festzustellen, wieviel Zeit vergeht, bis man im Abfangblock den ersten WS. nachweisen kann, um daraus die Geschwindigkeit zu berechnen. Da sich im Abfangblock zuerst IES bis zu der im *Avena*test nachweisbaren Menge ansammeln muß, hängt diese Zeit nicht nur von der Geschwindigkeit des Transportes ab, sondern auch von der IES-Menge, die in der Zeiteinheit transportiert wird. Um diese Fehlerquelle auszuscheiden,

stellten wir die Zeit fest, die notwendig war, um gleiche IES-Mengen (im *Avena*test gleiche Winkel) einmal durch 5 mm lange Zylinder und dann durch 10 mm lange Zylinder zu transportieren. Da die Zylinder aus dem gleichen Material geschnitten wurden, besitzen sie auch die gleiche Transportkapazität. Die Differenzen der Zylinderlängen durch die Differenzen der Transportzeiten gibt dann allein die Geschwindigkeit des IES-Transportes wieder.

Tabelle 16

Versuchs-Nr.	Länge der Zylinder mm	Transportzeit Std	At° der Acceptorblöcke
48_6	5	1/2	$9^0 \pm 1{,}3$
48_7	10	1/2	$4^0 \pm 1{,}2$
48_4	5	1	$16^0 \pm 1{,}3$
48_5	10	1	$9^0 \pm 1{,}2$
48_2	5	2	$36^0 \pm 1{,}5$
48_3	10	2	$20^0 \pm 3{,}0$

Aus der Tabelle 16 ist ohne weiteres zu entnehmen, daß der IES-Transport durch unsere Zylinder mit einer Geschwindigkeit von 10 bis 12 mm/Std vor sich geht. Dieser Wert entspricht dem, der für die *Avenakoleoptile* gefunden wurde. Dagegen werden für die Kohlenhydrattranslokation in der Literatur Geschwindigkeiten von 20—100 cm/Std angegeben.

V. Wiederbelichtungsversuche

Die Tatsache, daß Lichtpflanzen nur sehr wenig Auxin enthalten, hat nach dem oben gesagten seine hauptsächliche Ursache zweifellos darin, daß in diesen Pflanzen der produzierte WS. rasch nach unten abtransportiert und beim Wachstum „verbraucht" wird. Ein zusätzlicher Faktor kann darin liegen, daß am Licht ein Teil des gebildeten WS. sofort wieder zerstört wird. Wir überprüften diese Möglichkeit, indem wir *Helianthus*-pflanzen ins Dunkle brachten, um eine WS.-Anreicherung zu erzielen, sie dann ins Tageslicht zurückstellten und ermittelten, ob nach bestimmten Belichtungszeiten eine Abnahme des ursprünglichen WS.-Gehaltes eingetreten war. Wenn man die Belichtungszeiten nicht zu lange ausdehnt, muß eine derartige Reduktion auf einer Auxinzerstörung beruhen, da ein WS.-Abtransport erst nach längeren Belichtungszeiten einsetzt, etwa nach 12—14 Std, wie aus der Arbeit von Avery zu entnehmen ist. Die Pflanzen wurden 4 Tage verdunkelt und dann den in der Tabelle 17 angegebenen Zeiten wieder dem Tageslicht ausgesetzt. Der WS. wurde durch Extraktion gewonnen und in 1,25facher Konzentration getestet. Wir teilen die Ergebnisse mit Vorbehalt wieder, da wir in allen Versuchen (6 Serien) zum Teil große Schwankungen im WS.-Gehalt erhielten (z.B. 15_3), die sich in keine Beziehung zur

Tabelle 17

Versuchs-Nr.	Dauer der Wiederbeleuchtung	At°
15_5	Dunkelkontrolle	$22^0 \pm 1{,}6$
15_3	3 Std	$9^0 \pm 1{,}1$
15_2	6 Std	$25^0 \pm 1{,}5$
15_1	9 Std	$19^0 \pm 1{,}1$
15_4	Lichtkontrolle	0^0

Beleuchtungsdauer setzen ließen. Wahrscheinlich beruhen sie auf der Variabilität des Versuchsmaterials.

Da gerade die längeren Belichtungszeiten keine klare Reduktion des WS.-Gehaltes ergaben, scheint bei unserem Objekt keine wesentliche Photoinaktivierung der Auxine zu erfolgen.

VI. Versuche mit wurzellosen Dunkel- und Lichtpflanzen

Meinl u. v. Guttenberg (1954) haben auf Grund von Korrelationsuntersuchungen die Meinung geäußert, daß vielleicht eine Auxinvorstufe von der Sproßbasis her, eventuell aus den Wurzeln, aufsteigt und

Tabelle 18

Versuchs-Nr.	Behandlung der Pflanzen	At°
57/2	intakte Lichtpflanzen	0°
57/1	Lichtpflanzen ohne Wurzeln	42° ± 2,5
57/3	intakte Dunkelpflanzen	39° ± 2,4
57/4	Dunkelpflanzen ohne Wurzeln	39° ± 1,1

in der Sproßspitze in das später abfließende Auxin verwandelt wird. Wir schnitten ältere *Helianthus*pflanzen über dem Wurzelhals ab, stellten sie in Leitungswasser und verdunkelten sie 123 Std. Parallel dazu hielten wir auch wurzellose Pflanzen am Licht. Der WS. wurde durch Extraktion gewonnen und in 1,25facher Konzentration getestet (Tabelle 18).

Da der WS.-Gehalt von intakten und wurzellosen Dunkelpflanzen der gleiche ist, kann wenigstens in diesem Falle eine eventuelle Auxinvorstufe nur aus dem Sproß selbst, nicht aber aus den Wurzeln stammen. Überraschend ist das Verhalten der wurzellosen Lichtpflanzen. Während die intakten Lichtpflanzen, wie zu erwarten, keinen WS. enthielten, ist in den wurzellosen Lichtpflanzen der WS.-Gehalt auf den Wert der intakten Dunkelpflanzen angestiegen. Daraus geht folgendes hervor:

1. Die Photoinaktivierung der Auxine kann bei unserem Objekt keine große Rolle spielen, sonst dürfte der Auxingehalt der wurzellosen Lichtpflanzen nicht den der entsprechenden Dunkelpflanzen erreichen.

2. Aus dem gleichen Grunde kann auch keine direkte Hemmung der WS.-Bildung durch Licht vorliegen.

3. Die Wurzeln greifen auf irgendeine Weise in den Auxinhaushalt des Sprosses ein.

Wir möchten in diesem Zusammenhang noch einmal darauf hinweisen, daß durch das Abschneiden der Pflanzen der Transportmechanismus als solcher nicht gestört wird. Das schließt freilich nicht aus, daß sich das

abtransportierte Auxin mangels einer weiteren Ableitung in dem unteren Teil der abgeschnittenen Sproßachse angestaut hat und dadurch in den wurzellosen Lichtpflanzen ein höherer Auxingehalt erzielt wird als bei intakten Pflanzen. Da aber die abgeschnittenen Pflanzen im Wasser standen, so daß wenigstens ein Teil des Auxins durch die Schnittfläche ausdiffundieren konnte und wir zur Extraktion nur die Sproßgipfel verwendeten und den unteren Teil der Sproßachse verwarfen, kann durch diese eventuelle Auxinanstauung allein der hohe Auxingehalt der wurzellosen Lichtpflanzen keinesfalls erklärt werden.

Eine Erklärungsmöglichkeit ergibt die von Libbert (1955) entwickelte Ansicht, daß in den Wurzeln bevorzugt eine HS.-Vorstufe gebildet wird, die von dort in den Sproß aufsteigt und hier zusammen mit dem Auxin einen neutralen HS., den sog. Korrelations-HS. bildet. Es könnte auf diese Weise durch die HS.-Vorstufe im Sproß ein Teil des Auxins gebunden und dadurch der Auxingehalt der Pflanzen herabgesetzt werden. Sind die Wurzeln nicht mehr vorhanden, so wird der Sproß nicht mehr mit der HS.-Vorstufe beliefert und dadurch auch kein Auxin mehr gebunden. Weitere Erklärungsmöglichkeiten werden wir in der Diskussion erörtern.

Ist die Libbertsche Ansicht richtig, so müssen in intakten Pflanzen niedriger WS.-Gehalt mit hohem HS.-Gehalt und in wurzellosen Pflanzen hoher WS.-Gehalt mit niedrigem HS.-Gehalt verbunden sein. Wir überprüften diese Korrelation, indem wir *Helianthus*pflanzen abschnitten und in Bechergläser mit Leitungswasser stellten. Als Kontrolle verwendeten wir intakte Pflanzen. Der WS. wurde durch Extraktion gewonnen, der HS.-Gehalt im Kompensationstest ermittelt. Der ganze Versuch lief über 120 Std. Es wurde in einfacher Konzentration getestet (Tabelle 19).

Tabelle 19

Versuchs-Nr.	Behandlung der Pflanzen	At° neutrale Fraktion + IES 10^{-7} g/cm³	Saure Fraktion	Durch den HS. kompensierter IES-Winkel
59/1	intakte Lichtpflanzen	$12^0 \pm 1{,}6$	$19^0 \pm 1{,}9$	21^0
59/2	wurzellose Lichtpflanzen	$21^0 \pm 1{,}9$	$46^0 \pm 2{,}4$	12^0
59/3	IES 10^{-7} g/cm³		$33^0 \pm 3{,}2$	

Aus den Ergebnissen geht hervor, daß eventuell eine derartige Beeinflussung des Auxingehaltes des Sprosses durch die Wurzeln stattfindet. Wir möchten aber darauf hinweisen, daß es sich hier nur um einen Tastversuch handelt und daß es zur endgültigen Klärung des Problems weiterer Versuche bedarf.

D. Diskussion der Ergebnisse

Die Tatsache, daß mit steigender Verdunkelungsdauer der Auxingehalt der Pflanzen zu- und nicht abnimmt (bei *Brassica* gleichbleibt), zeigt eindeutig, *daß die Auxinproduktion unabhängig von einer direkten Lichtreaktion* im Sinne von WENT und THIMANN (1937) und auch *unabhängig von der photosynthetischen Produktion von Kohlenhydraten vor sich geht*. Auch die von AUDUS (1953) ausgesprochene Ansicht, daß das Licht die Freisetzung von Auxin aus einer gebundenen Form oder eine raschere Umwandlung der Vorstufe bewirkt, kann nicht zutreffen. Diese Ergebnisse fügen sich recht gut in die Vorstellungen ein, die über die chemische Natur und die Herkunft der Auxine entwickelt wurden. Es hat sich heute wohl allgemein die Ansicht durchgesetzt, daß die IES und einige andere Indolderivate die eigentlichen nativen Auxine sind (s. LARSEN 1951, BONNER 1952, GORDON 1954). Von verschiedenen Autoren wurde nachgewiesen, daß die IES über verschiedene Zwischenstufen aus Tryptophan entsteht (vgl. die oben zitierte Literatur). Tryptophan fungiert also als Vorstufe für die Auxine und diese sind daher auch von diesem Gesichtspunkt aus nicht unmittelbar aus Photosyntheseprodukten abzuleiten. Über den Ort der Tryptophanbildung ist noch nichts Genaues bekannt, doch scheinen sowohl der Sproß — und hier wohl hauptsächlich die Blätter — als auch die Wurzeln dazu in der Lage zu sein, Tryptophan selbständig zu synthetisieren. Da in fast allen Pflanzeneiweißen Tryptophan enthalten ist (PAECH 1950 u. BONNER 1950) und die Eiweiße ihrerseits einem ständigen Abbau unterworfen sind, steht wohl normalerweise auch in verdunkelten Pflanzen immer genügend Tryptophan als Ausgangspunkt für die Auxinbildung zur Verfügung. Ein besonders lebhafter Proteinum- und -abbau und eine besonders rege Um- und Desaminierung der Aminosäuren erfolgt in wachsenden Pflanzenteilen und in den Reservebehältern von Keimpflanzen (FREY-WYSSLING 1932, BONNER 1950). Es ist daher verständlich, daß diese Organe besonders viel Auxin bilden und enthalten.

Während sich unsere Ergebnisse mit denen anderer Autoren gut decken (LARSEN 1944, WENT 1944, GUSTAVSON 1946), stehen sie im Gegensatz zu denen der schon eingangs erwähnten Autoren (AVERY, THIMANN u. a.). Diese gegensätzlichen Ergebnisse beruhen einzig und allein auf den unterschiedlichen Methoden, die zur WS.-Gewinnung angewendet wurden. Wir konnten zeigen, daß die WENTsche Agarabfangmethode nicht dazu geeignet ist, den relativen oder absoluten Gehalt eines Gewebes an WS. zu bestimmen. Im Abfangverfahren wird nur der WS. erfaßt, der durch ein Transportsystem aktiv an die Abfangfläche herantransportiert wird. Die Transportleistung dieses Systems ist ihrerseits von verschiedenen Faktoren abhängig. Ein Faktor, der die

Transportleistung maßgeblich beeinflußt, ist, wie wir zeigen konnten, das Licht. Wie aus unseren Versuchen hervorgeht, ist das Licht nicht direkt wirksam, sondern über die Assimilation. Die Ansicht, daß Licht für die Auxinproduktion notwendig ist, beruht daher nur auf einer falschen Interpretation der Ergebnisse jener eingangs erwähnten Autoren. Das Licht bzw. die Kohlenhydrate sind nicht für die Auxin*produktion*, sondern für den Auxin*transport* notwendig. In dieses Bild fügen sich dann ihre Ergebnisse zwanglos ein. Auch die Ergebnisse von Cordes u. Laibach (1936), Zdanova (1939) sowie von Laibach (1941) finden auf diese Weise ihre Erklärung.

Im Gegensatz zu den Lichtpflanzen, tritt in den Sproßgipfeln der verdunkelten Pflanzen eine Auxinanhäufung ein. Diese Anhäufung kommt nach dem oben Gesagten zweifellos zum großen Teil dadurch zustande, daß die Auxinbildung im Dunkeln weiterläuft, während der Abtransport infolge der Kohlenhydratverarmung allmählich vollkommen eingestellt wird. Dazu kann kommen, daß die verdunkelten Pflanzen, die ja ihr Wachstum einstellen, kein Auxin mehr verbrauchen. Da wiederholt nachgewiesen wurde, daß in verdunkelten Pflanzen ein stärkerer Proteinabbau stattfindet und mehr freie Aminosäuren vorhanden sind (Bonner 1950) — und daher wohl auch mehr Tryptophan als Vorstufe für die Auxinbildung — als in Lichtpflanzen, ist es auch möglich, daß im Dunkeln mehr Auxin produziert wird als am Licht.

Dagegen wird in den Lichtpflanzen das gebildete Auxin sofort basipetal abtransportiert und zum Teil beim Wachstum verbraucht. Da die Wurzeln gegen höhere Auxinkonzentrationen recht empfindlich sind, wird vielleicht das überschüssige, nach unten transportierte Auxin an der Sproßbasis oder in den Wurzeln inaktiviert. Aus der Ableitung und dem Verbrauch erklärt sich, daß man in Lichtpflanzen durch Extraktion nur wenig Auxin erfassen kann. Unsere Wiederbelichtungsversuche und die Versuche mit wurzellosen Lichtpflanzen sprechen deutlich gegen eine Photoinaktivierung der Auxine oder eine lichtbedingte Hemmung der Auxinbildung in den Sproßgipfeln unserer Versuchspflanzen.

Auch eine Inaktivierung der Auxine in den Sproßgipfeln von Dunkelpflanzen durch das IES-Oxydase-System, welches in etioliertem Gewebe besonders aktiv sein soll (Tang und Bonner 1947 u. 1948) und zudem adaptiv gebildet wird (Galston u. Dahlberg 1954), scheint bei unseren Objekten keine Rolle zu spielen. Andernfalls dürfte nach Ausschaltung des Abtransportes kein kontinuierlicher Anstieg des WS.-Gehaltes in den Sproßgipfeln von Dunkelpflanzen erfolgen.

Aus unseren Versuchen mit wurzellosen Lichtpflanzen geht weiterhin hervor, daß die Wurzeln einen großen Einfluß auf den Auxingehalt

des Sprosses ausüben. Wir möchten hier nur drei Erklärungsmöglichkeiten diskutieren. Bei Untersuchungen über den Eiweißstoffwechsel von abgeschnittenen Pflanzenorganen wurde wiederholt festgestellt, daß in solchen Organen ein starker Proteinabbau und eine schwache Proteinsynthese vor sich geht und dadurch verhältnismäßig große Mengen an freien Aminosäuren auftreten (BONNER 1950). Dadurch liegt in solchen Organen auch Tryptophan als Vorstufe für die Auxine in größerer Menge vor, während es normalerweise vielleicht den begrenzenden Faktor für die Auxinbildung darstellt. Da diese Anhäufung freier Aminosäuren auch in abgeschnittenen Pflanzenteilen auftritt, die sich am Licht befinden und assimilieren, wird angenommen, daß die Wurzeln einen Faktor liefern, der für den normalen Proteinstoffwechsel notwendig ist (BONNER 1950). Neuerdings wiesen MOTHES (1956) und ENGELBRECHT und MOTHES (1956) darauf hin, daß der Stoffwechsel isolierter Organe tiefgreifende Veränderungen aufweist. Nach ihrer Ansicht findet eine normale Eiweißsynthese in einem Organ nur dann statt, wenn Verbindungen zu zu- und ableitenden Organen vorhanden sind. Ist dieses nicht der Fall, so kann es zu Anhäufungen bestimmter Substanzen kommen, die unter normalen Umständen nur in geringen Mengen nachweisbar sind. Von den genannten Autoren wird besonders die Bedeutung unterstrichen, die die Wurzel als spendendes und ableitendes Organ besitzt.

Diese Anschauungen geben eventuell auch eine Erklärung für die schon erwähnte Aminosäurenanhäufung in verdunkelten Pflanzen. Auch hier können vielleicht die Wurzeln, da sie vom Sproß keine Kohlenhydrate mehr erhalten, nicht die zum normalen Eiweißaufbau notwendigen Stoffe liefern. Die Auxinanhäufung in intakten verdunkelten Pflanzen und in wurzellosen Lichtpflanzen wäre demnach wenigstens teilweise das Ergebnis eines Tryptophanüberschusses.

Eine weitere Ursache für die Auxinanhäufung in wurzellosen Lichtpflanzen kann, wie wir schon einmal erwähnten, darin bestehen, daß die Wurzel eine Rolle bei der normalen Auxinableitung spielt.

Bei der dritten Erklärungsmöglichkeit handelt es sich um die Ansicht von LIBBERT (1955), die dieser von Korrelationsuntersuchungen ausgehend entwickelt hat. Wir haben diese Hypothese schon früher dargelegt. Wir möchten in diesem Zusammenhang nur noch darauf hinweisen, daß unsere Ergebnisse, die wir im Versuch 59 (Tabelle 19) erhielten, die LIBBERTsche These stützen.

Da LIBBERT feststellte, daß in etiolierten Erbsenpflanzen die HS.-Vorstufe ausschließlich in den Wurzeln zu finden ist, also durch die Verdunkelung anscheinend der normale Stoffaustausch zwischen Wurzel und Sproß unterbunden ist, könnte die nicht stattfindende Auxinbildung

durch die HS.-Vorstufe wenigstens teilweise auch für die Auxinanhäufung in verdunkelten Pflanzen verantwortlich sein.

In derselben Richtung ist eventuell eine Erklärung für den hohen Auxingehalt der *Brassica*-Lichtpflanzen zu suchen. Sei es, daß das Indolacetonitril nicht — wie die IES — die spezifische HS.-Bindung eingehen kann, oder daß bei *Brassica* in den Wurzeln keine HS.-Vorstufe gebildet wird. Auf jeden Fall kann die Anhäufung des Indolacetonitril nicht durch einen mangelnden Abtransport zustande kommen, da es nach Jones, Bentley u. Mitarbeiter (1952) sogar in größeren Raten als IES transportiert wird.

Interessant ist auch die Tatsache, daß in *Nicotiana tabacum* ein saurer HS. vorhanden ist. Während neutrale HS. schon wiederholt nachgewiesen wurden, sind saure HS. bis jetzt hauptsächlich für Früchte und ruhende Pflanzenorgane, aber erst recht selten für wachsende Pflanzenteile beschrieben worden (Larsen 1940, Boysen-Jensen 1941, Söding 1952, Hemberg 1951 und 1952). Es besteht allerdings auch die Möglichkeit, daß es sich bei dem sauren HS. aus *Nicotiana tabacum* um ein Lakton handelt. Während aromatische Laktone, wie z. B. Cumarin, auch in schwächer alkalischen Lösungen verhältnismäßig stabil sind, öffnen Laktone, die sich von aliphatischen Oxysäuren ableiten, ihren Laktonring schon bei einem p_H über 7,0 unter Bildung des Alkalisalzes der entsprechenden Hydroxysäure. Aus dem Salz kann durch Ansäuerung der Lösung das Lakton beinahe vollständig wieder regeneriert werden (Haynes 1955). Da wir bei der Abtrennung der neutralen Fraktion bis p_H 8—9 alkalisch machen, besteht natürlich die Möglichkeit, daß ein vorhandenes Lakton durch Salzbildung ebenso wie der WS. in der wäßrigen Phase verbleibt, dann durch Ansäuerung wieder regeneriert wird und wie die IES in die saure Ätherfraktion geht.

Bei der Erörterung der Ergebnisse der Auxintransportversuche möchten wir vor allem auf die Ansichten von Leopold (1955) zurückgreifen. Leopold unterscheidet verschiedene Typen des Auxintransportes.

1. Den klassischen polaren Auxintransport. Die Auxine werden mit einer Geschwindigkeit von 10—12 mm/Std im allgemeinen streng basipetal transportiert. Durch dieses System werden prinzipiell die nativen Auxine transportiert, wenn sie in physiologischen Konzentrationen vorliegen.

2. Den Auxintransport, der an die Translokation von Kohlenhydraten gebunden ist. Er geht im Phloem mit einer Geschwindigkeit von 20 bis 100 cm/Std vor sich und ist nicht polar. Nach diesem Typ werden die Auxine transportiert, wenn man sie den Pflanzen in unphysiologisch hohen Dosen zuführt. Der Auxintransport durch „carrier"

wie z. B. Cerosine und im Transpirationsstrom soll hier nicht erörtert werden.

Da wir feststellten, daß auch der Transport von Auxinen in physiologischen Konzentrationen vom Vorhandensein von Kohlenhydraten abhängig ist, erhebt sich die Frage, ob man überhaupt zwischen einem klassischen polaren Auxintransport und einem Auxintransport, der an die Translokation von Kohlenhydraten gebunden ist, unterscheiden kann und soll. Auf Grund unserer experimentellen Ergebnisse sind wir der Meinung, daß man diese Unterscheidung auf jeden Fall treffen muß. Beide Transportsysteme unterscheiden sich in wesentlichen Punkten.

Zu dem Funktionieren des polaren Auxintransportes sind wohl Kohlenhydrate notwendig, doch ist ihre Wirkung *indirekter* Natur und der Transport erfolgt nicht durch ein passives Mitreißen des Auxins im Kohlenhydratstrom, wie es bei dem zweiten Transporttyp der Fall ist. Dafür lassen sich verschiedene Beweise anführen. Wir konnten durch verschiedene Versuchsanstellungen zeigen, daß der Auxintransport stets basipetal erfolgt, auch wenn ein Kohlenhydratstrom gerade entgegengesetzt gerichtet ist. Dieses läßt sich ebenso aus anderen bekannten Tatsachen ableiten. In der *Haferkoleoptile*, dem klassischen Objekt für den polaren Auxintransport, erfolgt eine streng basipetale Ableitung des WS.,während ein Kohlenhydratstrom gerade entgegengesetzt akropetal aufsteigt. Leopold und Guernsey (1953) fanden, daß in den Wurzeln von *Coleus* der WS. von der Wurzelspitze weggeleitet wird, während doch zweifellos aus den oberirdischen Teilen kommend ein Kohlenhydratstrom in die Wurzel eindringt. Auch die Geschwindigkeit des polaren Auxintransportes gibt eine gute Unterscheidungsmöglichkeit. Wir konnten zeigen, daß er mit einer Geschwindigkeit von 10—12 mm/Std vor sich geht. Dagegen erfolgt, wie schon erwähnt, der Auxintransport im Kohlenhydratstrom mit einer Geschwindigkeit von 20—100 cm/Std. Ein weiteres Argument gegen ein passives Mitschleppen der WS. im Kohlenhydratstrom beim polaren Transport kann man aus den Ergebnissen Thimanns ziehen (1951). Er fand, daß das Vorhandensein des N-Atoms im Indolring der IES für die Translokation dieser Verbindung in der Pflanze notwendig ist. Die Substitution des N-Atoms durch ein C- oder O-Atom schließt die Translokation aus, obwohl die Auxinaktivität erhalten bleibt.

Wir sind daher der Meinung, daß der normale polare Auxintransport durch ein spezielles Transportsystem in der Pflanze vollzogen wird. Führt man der Pflanze dagegen Auxine in unphysiologisch hohen Konzentrationen zu, so kann das normale Transportsystem der Pflanze den Abtransport nicht bewältigen und die WS. werden zusätzlich durch den Kohlenhydratstrom passiv hinweggeschwemmt. Es ist auch möglich,

daß die synthetischen Auxine wie z. B. 2,4-D, das von den amerikanischen Autoren hauptsächlich zu Transportversuchen verwendet wurde, infolge ihrer andersartigen Molekülstruktur überhaupt nicht im normalen polaren Transportsystem bewegt werden können und daher nur durch den Kohlenhydratstrom mitgeführt werden. Die Tatsache, daß 2,4-D im Wentschen Avenatest nicht aktiv ist, dagegen sehr stark im Avenazylindertest, ist eine sehr starke Stütze für unsere Ansicht.

Über die Rolle, die die Kohlenhydrate bei dem polaren Auxintransport spielen, können wir zunächst einige negative Aussagen machen. Wie aus unseren Versuchen und dem oben Gesagten hervorgeht, kommt ein passives Mitreißen der Auxine im Kohlenhydratstrom nicht in Frage. Ein unmittelbarer Anknüpfungspunkt zu den bis jetzt für den polaren Auxintransport diskutierten Mechanismen, wie Plasmaströmungstheorie, Spreitungstheorie und Auxintransport durch bioelektrische Potentiale, ergibt sich ebenfalls nicht.

Dagegen läßt sich eine Verbindung zu den Ergebnissen von Du Buy und Olson (1940) und von Gregory und Hancock (1955) herstellen. Du Buy und Olson stellten fest, daß der Auxintransport durch Zylinder aus *Avena*koleoptilen so gut wie eingestellt wurde, wenn sie die Zylinder vorher mit KCN- und Dinitrophenollösung behandelten. Sie schlossen daraus, daß zwischen Atmung und Auxintransport eine Beziehung besteht. Zu ähnlichen Ergebnissen kamen Gregory und Hancock. Sie fanden, daß die Geschwindigkeit des Auxintransportes und auch die Menge des transportierten Auxins von der O_2-Konzentration der Atmosphäre abhängt, in welcher sie die Transportversuche vornahmen. Unter anaeroben Bedingungen war der Auxintransport nur gering. Mit steigendem O_2-Gehalt der Luft nahm er kontinuierlich zu. Auch diese Autoren sind daher der Meinung, daß zwischen Atmung und Auxintransport Beziehungen bestehen.

Der polare Auxintransport scheint demnach atmungsabhängig zu sein oder mit anderen Worten, es liegt ihm ein energieforderndes System zugrunde. Nach unserer Meinung sind daher die Kohlenhydrate wahrscheinlich als Energielieferanten für den polaren Auxintransport notwendig.

Dagegen ließe sich einwenden, daß bei Versuchen, in denen Hypokotylstücken direkt Zucker zugeführt wurde, der Auxintransport gegenüber Kontrollen nicht erhöht wurde. Es besteht aber ein großer Unterschied darin, ob der Zucker einem sich entwickelnden beblätterten Sproßgipfel geboten wird, oder einem einfachen Leitungsorgan, wie es das Hypokotyl darstellt. Wahrscheinlich findet der künstlich gebotene Zucker im ersten Falle eine ganz andere Verwendung im Stoffwechsel als im zweiten.

Zusammenfassung der Ergebnisse

1. In *Helianthus annuus* und *Solanum lycopersicum* wurden neutrale, gut ätherlösliche Hemmstoffe nachgewiesen.

2. In *Nicotiana tabacum* wurde ein saurer, gut äther- und petrolätherlöslicher Hemmstoff gefunden, bei dem es sich auch um ein Lakton handeln kann, das im alkalischen Bereich (p_H 8—9) den Laktonring öffnet und dadurch Säurenatur vortäuscht.

3. Mit steigender Verdunkelungsdauer nimmt der Auxingehalt von *Helianthus annuus-*, *Solanum lycopersicum-* und *Nicotiana tabacum-*Pflanzen stetig zu und erreicht bei längeren Verdunkelungszeiten beträchtliche Werte. Dagegen enthalten Lichtpflanzen nur recht wenig oder gar kein ätherextrahierbares Auxin. Daraus geht hervor, daß das Licht weder im Sinne einer direkten Wirkung noch über die Assimilation für die Auxinbildung notwendig ist, wie von früheren Autoren angenommen wurde.

4. Bei *Brassica oleracea* zeigen bereits Lichtpflanzen einen hohen Auxingehalt. Das Auxin liegt ausschließlich in neutraler Form vor. Durch Verdunkelung konnte der Auxingehalt von *Brassica*pflanzen nicht weiter gesteigert werden. Auch in den verdunkelten Pflanzen war nur neutrales Auxin nachzuweisen. IES scheint daher in *Brassica oleracea* überhaupt nicht aufzutreten.

5. Bei Wuchsstoffabfangversuchen stellten wir fest, daß verdunkelte Pflanzen nach einiger Zeit ihre Wuchsstoffabgabe vollständig einstellen. Da aber, wie aus den Extraktionsversuchen hervorgeht, in den Sproßgipfeln verdunkelter Pflanzen reichlich Auxin vorhanden ist, ist das Licht nicht für die Auxinbildung notwendig, wie die früheren Autoren aus diesem Befund schlossen, sondern für den *Auxintransport*.

6. Mit Kohlenhydraten gefütterte Pflanzen geben im Gegensatz zu unbehandelten Kontrollen auch im Dunkeln lange Zeit Auxin ab. Das Licht ist demnach nicht direkt, sondern über die photosynthetische Produktion von Kohlenhydraten für den Auxintransport notwendig.

7. In IES-Transportversuchen mit Hypokotyl- und Epikotylzylindern aus *Helianthus annuus* konnte bestätigt werden, daß nur in Zylindern von Lichtpflanzen ein normaler IES-Transport stattfindet. Zylinder aus verdunkelten Pflanzen transportieren nur wenig oder gar keine IES.

8. Zylinder aus Pflanzen bzw. Pflanzenteilen, die am Licht in einer CO_2-freien Atmosphäre gehalten wurden, transportieren ebenfalls so gut wie keine IES.

9. Dagegen transportieren Zylinder aus Dunkelpflanzen, die über die Blätter mit Kohlenhydraten gefüttert wurden, reichlich IES in basipetaler Richtung. Die Transportleistung entspricht der, die Zylinder

aus Lichtpflanzen zeigen. Auch aus diesen Versuchen geht hervor, daß Kohlenhydrate für den Auxintransport notwendig sind.

10. Die IES wurde in physiologischen Konzentrationen stets streng basipetal geleitet. Der IES-Transport wird durch einen Kohlenhydratstrom, der in entgegengesetzter Richtung verläuft, nicht beeinflußt und auch nicht durch osmotische Druck- oder Saugströme. Die Geschwindigkeit des IES-Transportes beträgt in den Hypokotylen von *Helianthus annuus* 10—12 mm/Std. Der polare Auxintransport kann daher nicht durch ein passives Mitschleppen der Auxine bei der Kohlenhydrattranslokation bewirkt werden. Es wird die Möglichkeit diskutiert, daß die Kohlenhydrate als Energielieferanten für den polaren Auxintransport notwendig sind.

11. Durch Wiederbelichtung von verdunkelten Pflanzen konnte keine wesentliche Reduktion des Auxingehaltes erzielt werden, so daß eine Photoinaktivierung der Auxine bei unseren Objekten nicht stattzufinden scheint. Ebenso konnten wir keine direkte Hemmung der Auxinbildung durch Licht beobachten.

12. Durch Verdunkelung erzielten wir auch in wurzellosen Pflanzen den gleichen Anstieg des Auxingehaltes wie in intakten Dunkelpflanzen. Die Auxinvorstufe muß daher im Sproß selbst vorhanden sein.

13. Wurzellose Lichtpflanzen enthalten im Gegensatz zu intakten Lichtpflanzen reichlich Auxine. Ihr Auxingehalt entspricht dem von verdunkelten Pflanzen. Der Hemmstoffgehalt von wurzellosen Lichtpflanzen ist dagegen geringer als bei intakten Pflanzen. Es wird daraus geschlossen, daß die Wurzeln einen Einfluß auf den Auxin- und Hemmstoffhaushalt des Sprosses haben.

Literatur

Arisz, W. H.: Transport of organic compounds. Annual. Rev. Plant Physiol. **3**, 109 (1952). — Audus, L. J.: Plant Growth Substances, S. 44. London 1953. — Avery, G.: Differential distribution of a phytohormone in the developing leaf of Nicotiana and its relation to polarised growth. Bull. Torrey Bot. Club **62**, 313 (1935). — Avery, G. S., P. R. Burkholder and H. Creighton: Growth hormone in terminal shoots of Nicotiana in relation to light. Amer. J. Bot. **24**, 666 (1937). — Baumeister, G.: Wuchs-Hemmstoffe in der Knolle und im Kraut gesunder und abbaukranker Kartoffelpflanzen. Planta (Berl.) **38**, 683 (1951). — Bonner, J.: Plant Biochemistry. New York 1950. — Bonner, J., and R. S. Bandurski: Studies of physiology, pharmacology and biochemistry of auxins. Annual Rev. Plant Physiol. **3**, 59 (1952). — Boysen-Jensen, P.: Quantitative Best. der beschleunigenden Streckungswuchsstoffe in der sauren Fraktion der Ätherextrakte aus höheren Pflanzen. Planta (Berl.) **31**, 653 (1941). — Brauner, L: Tropisms and Nastic Movements. Annual Rev. Plant Physiol. **5**, 163 (1954). — Bünning, E.: Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanze. Berlin: Springer 1953. — Cordes, H., u. F. Laibach: Über die Abhängigkeit des Wachstums von der Assimilation. Jb. wiss. Bot. **84** (1936). — Crafts, A. S.: Movements of Assimilates, Viruses, Growth Regulators and Chemical

Indicators in Plants. Bot. Review **17**, 203 (1951). — Du Buy, H. G.: Über Wachstum und Phototropismus von Avena sativa. Rec. Trav. bot. néerl. **30**, 789 (1933). — Du Buy, H. G., and R. A. Olson: The relation between respiration, protoplasmic streaming and auxin transport in the Avena coleoptile. Amer. J. Bot. **27**, 401 (1940). — Frey-Wyssling, A.: Über die Herkunft der sekundären Pflanzenstoffe. Naturwiss. **38**, 624 (1938). — Galston, A.: Phototropism, II. Bot. Review. **16**, (1950). — Galston, A., and L. Y. Dahlberg: The adaptive formation and physiological significance of indoleacetic acid oxidase. Amer. J. Bot. **41**, (1954). — Gordon, S. A.: Occurrence, Formation and Inactivation of Auxins. Annual Rev. Plant Physiol. **5**, 341 (1954). — Gregory, F. G., and C. R. Hancock: The rate of transport of natural auxin in woody shoots. Ann. of Bot. **19**, 451 (1955). — Gustafson, F. G.: Influence of external and internal factors on growth hormone in green plants. Plant Physiol. **21**, 49 (1946). — Guttenberg, H. v., u. I. Eifler: Über die Wanderung der Wuchsstoffe in Helianthus-Hypokotylen. Ber. dtsch. bot. Ges. **65**, 387 (1952). — Guttenberg, H. v., u. R. Bergmann: 1955. Diplomarbeit. Unveröffentlicht. — Haynes, H.: Lactones aus Paech, Tracy: Moderne Methoden der Pflanzenanalyse. Bd. 2, S. 583. Berlin: Springer 1955. — Hemberg, T.: Establishment of acid growth-inhibiting substances in plant extracts containing auxins by means of the Avenatest. Physiol. Plantarum (Copenh.) **4**, 437 (1951). — The significance of the acid growth-inhibiting substances for the rest period of the potato tuber. Physiol. Plantarum (Copenh.) **5**, 115 (1952). — Jones, E. R. H., H. B. Henbest, G. F. Smith and A. Bentley: 3-Indolacetonitrile: a naturally occurring plant growth hormone. Nature (Lond.) **169**, 485 (1952). — Kramer, M., and F. W. Went: The nature of the auxin in tomato stem tips. Plant Physiol. **24**, 207 (1947). — Laibach, F.: Wuchsstoffbildung und Kohlenhydratstoffwechsel. Ber. dtsch. bot. Ges. **59**, 257 (1941). — Larsen, P.: Über die Hemmung des Streckungswachstums durch natürlich vorkommende, ätherlösliche Stoffe. Planta (Berl.) **30**, 160 (1939). — 3-Indolacetaldehyd as a growth hormone in higher plants. Dansk. bot. Ark. **2**, Nr 9 (1944). — Formation, Occurence and Inactivation of Growth Substances. Annual Rev. Plant Physiol. **2** (1951). — Über die Trennung von sauren und nichtsauren Auxinen. Physiol. Plantarum (Copenh.) 8, (1955). — Leopold, A. C.: Auxins and Plant Growth. (1955). — Leopold, A. C., and F. S. Guernsey: Auxin polarity in the Coleus plant. Bot. Gaz. **115**, 147 (1953). — Linser, H.: Über das Vorkommen von Hemmstoffen in Pflanzenextrakten sowie über das Verhältnis von Wuchsstoffgehalt und Wuchsstoffabgabe bei Pflanzen oder Pflanzenteilen. Planta (Berl.) **31** (1940). — Libbert, E.: Das Zusammenwirken von Wuchs- und Hemmstoffen bei der korrelativen Knospenhemmung. Planta (Berl.) **45**, 1 (1955). — Nachweis und chemische Trennung des Korrelationshemmstoffes und seiner Hemmstoffvorstufe. Planta (Berl.) **45**, 5 (1955). — Meinl, G., u. H. v. Guttenberg: Über die Förderung und Hemmung der Entwicklung von Axillarsprossen durch Wirkstoffe. Planta (Berl.) **44** (1954). — Meyer, J., u. R. Pohl: Neue Erkenntnisse zum Problem der phototropen Krümmung bei höheren Pflanzen. Naturwiss. **43**, 5 (1956). — Mothes, K.: Die Wurzel der Pflanze — eine chemische Werkstatt besonderer Art. Wiss. Ann. **5**, 1 (1956). — Mothes, K., u. L. Engelbrecht: Stickstoff-Stoffwechsel isolierter Organe. Pharmazie **2**, 351 (1956). — Navez, A. E.: Growth-promoting Substance and Illumination. Proc. Nat. Acad. Sci. **19**, 636 (1933). — Neilson-Jones, W.: The Growing Plant. London 1947. — Overbeek, J. van: Wuchsstoff, Lichtwachstumsreaktion und Phototropismus bei Raphanus. Rec. Trav. bot. néerl. **30**, (1933). — Overbeek, J. van, and J. Bonner: Auxin in isolated roots growing in vitro. Proc. Nat. Acad. Sci. **24**, 206 (1938). — Paech, K.: Biochemie und Physiologie der sekundären Pflanzenstoffe. Berlin:

Springer 1950. — Skoog, F.: Growth and organ formation in tobacco tissue cultures. Amer. J. Bot. **31**, 19 (1944). — Söding, H.: Wuchsstoffbildung und Wuchsstoffverteilung in der Kompositenstaude Heliopsis laevis im Laufe einer Vegetationsperiode. Flora (Jena) **32**, 425 (1938). — Die Wuchsstofflehre. Stuttgart: Georg Thieme 1952. — Tang, Y. W., and J. Bonner: The inactivation of indoleacetic acid. Arch. of Biochem. **13**, 2 (1947). — The enzymatic inactivation of indoleacetic acid. II. Amer. J. Bot. **35**, 570 (1948). — Thimann, K. V., and F. Skoog: On the inhibition of bud development and other functions of growth substances in Vicia faba. Proc. Roy. Soc. Lond. Ser. B **114** (1933). — Thimann, K. V.: in Skoog: Plant Growth Substances 1951. — Viehmann, H.: Untersuchungen über die chemotropische Wirkung organischer Säuren. Jb. wiss. Bot. **87** (1938). — Weij, H. E. van der: Der Mechanismus des Wuchsstofftransportes. Rec. Trav. bot. néerl. **29**, 370 (1932). — Weintraub, R. L., and J. W. Brown: Translocation of exogenous growth- regulators in the bean seedling. Plant Physiol. **25**, 140 (1950). — Went, F. W.: Plant growth under controlled conditions. III. Amer. J. Bot. **31** (1944). — Went, F. W., and K. V. Thimann: Phytohormones. New York 1937. — Went, F. W., and M. Carter: Growth response of tomato plants to applied sucrose. Amer. J. Bot. **35**, 95 (1948). — Wiedow, H., u. H. v. Guttenberg: Über die Abhängigkeit der Wirkstoffbildung von Licht und Photosynthese. Planta (Berl.) **43** (1953). — Zdanova, L. P.: Ber. Acad. Wiss. USSR., N. F. **24** (1939). Zit. nach Söding 1952.

Prof. Dr. H. v. Guttenberg, Rostock, Doberaner Str. 143

Aufnahmebedingungen

Die Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören und wissenschaftlich Neues bringen. Arbeiten, die ausschließlich praktischen Zwecken dienen, scheiden aus.

Bei Arbeiten aus Instituten ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben und völlig druckfertig sein; andernfalls sind Verzögerungen im Erscheinen unvermeidlich. Korrekturen im Satz müssen auf das sachlich Notwendige beschränkt werden.

Für die Rechtschreibung ist die „Wissenschaftliche Rechtschreibung nach JANSEN" maßgebend, mit der die Schreibung der Termini im „Handwörterbuch der Naturwissenschaften" (Jena 1931—1934) im wesentlichen übereinstimmt. Wenn nötig, wird die Angleichung durch die Herausgeber bzw. durch die Druckerei vorgenommen.

Die Darstellung soll möglichst kurz sein. Ergebnisse dürfen nicht gleichzeitig in Tabellen- und Kurvenform dargestellt werden.

Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken, insbesondere die Reproduktion von Photographien. Einzelfiguren einer Abbildung sind, falls es sich um Vorlagen für Strichätzungen handelt, wenn möglich so zusammenzustellen, daß sie in *einem* Klischee bei gleicher Verkleinerung reproduziert werden können. Buchstaben u. a. sind mit Bleistift beizufügen.

Die Texte zu den Abbildungen sind auf eigenem Blatt gesammelt beizugeben.

Bei einleitenden Literaturbesprechungen soll möglichst auf zusammenfassende Darstellungen verwiesen und nur das zum unmittelbaren Verständnis Notwendige gebracht werden.

Der Arbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse im Umfang von im allgemeinen höchstens 1 Seite anzufügen.

Zu den Literaturverzeichnissen: Bei Zeitschriftenartikeln sollen der Titel sowie erste und letzte Seite angegeben werden. In den Titeln von Büchern aller Sprachen sollen, zur Kennzeichnung gegenüber Artikeln in Zeitschriften, Substantiva wie Adjektiva groß, dagegen in den Abkürzungen von Zeitschriftentiteln die Substantiva groß und die Adjektiva klein geschrieben werden (z. B. Cell Res., aber cell. Physiol.).

Einführung in die Atomphysik

Von Professor Dr. **Wolfgang Finkelnburg**, Erlangen. Vierte, verbesserte und ergänzte Auflage. Mit 266 Abbildungen. XI, 545 Seiten Gr.-8°. 1956.

Ganzleinen DM 45.—

Aus den Besprechungen der dritten Auflage: ... Der Verfasser bezeichnet das Werk als eine Einführung, und er bemüht sich um eine anschauliche Darstellung unter Wahrung der physikalischen Exaktheit, Zweifellos hat er hierin eine Meisterschaft erreicht, welche den außerordentlichen Erfolg des Buches begründet. Ein besonderer Vorzug des Werkes liegt in einer eingehenden Darstellung der experimentellen Methoden, welche die modernste Entwicklung (z. B. Transistorphysik, Laufzeitmethoden der Massenspektroskopie) einschließt. Aber auch die Behandlung der Theorie eröffnet — durchweg unter Vermeidung ausführlicher Rechnungen — den Weg in das Verständnis der für die Behandlung atomphysikalischer Probleme entwickelten Wellen- und Quantenmechanik ...

Professor Gerthsen-Karlsruhe in „Angewandte Chemie"

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Vorlesungen über Entwicklungsphysiologie

Von Professor Dr. **Alfred Kühn,** Tübingen. Mit 477 Textabbildungen. IX, 506 Seiten Gr.-8°. 1955. Ganzleinen DM 43.60

... Die lebendige Darstellung vermeidet jede Schematisierung. Dem Leser wird Tatsachenmaterial in großer Fülle vorgelegt. Die Mannigfaltigkeit der deskriptiven und experimentellen Tatsachen ist gemeistert durch die induktive und systematisierende Herausarbeitung der typischen Vorgänge und der Funktionstypen. Nahezu 500 in einheitlicher Manier hergestellte Abbildungen erläutern den Text und zeigen in eindringlicher Weise, daß Wirkungen in der Entwicklung Gestaltungen sind. Die Liebe und Begeisterung des Autors haben ein faszinierendes Werk entstehen lassen, das jeden an der Biologie Interessierten durch Inhalt und Form, durch Auswahl und Formulierung, durch Herausarbeitung des Gesicherten und der Probleme fesseln muß und manchen verführen wird, sich diesem— wie der Verfasser sagt — charakteristischen Zweig der modernen Biologie zuzuwenden.

Professor Autrum, Würzburg, in
„Berichte über die gesamte Physiologie"

Das Leben der Gewächse

Ein Lehrbuch der Botanik. Von Dr. **Friedrich Oehlkers,** o. Professor der Botanik an der Universität Freiburg i. Br. In zwei Bänden.

Erster Band: **Die Pflanze als Individuum.** Mit 523 Textabbildungen. VIII, 463 Seiten Gr.-8°. 1956. Ganzleinen DM 39.60

Inhaltsübersicht: Einleitung.—**Die Gestalt der Gewächse in Entwicklung und Aufbau.** Einführung: Die celluläre Natur der Pflanzen. A. Cytologie: Die Zelle und ihre Bestandteile (Struktur der Zelle). Die Zelle als Ganzes. — B. Histologie (Gewebelehre): Die Probleme der Vielzelligkeit. Die Differenzierungsweise der Zellen in einem vielzelligen Organismus. Die wichtigsten Gewebetypen. — C. Organographie: Einführende Bemerkungen. Die Struktur. Die äußere Gestalt. — **Die Grenzen der Gewächse.** A. Der Anfang: Fortpflanzung und Vererbung. Die Fortpflanzung. Vererbung. — B. Das Ende: Alter, Krankheit und Tod. Das Lebensalter der Pflanzen. Der Vorgang des Alterns. Die Krankheiten der Pflanzen (Phytopathologie). Der Tod. — **Die Ursachen der Entwicklung (Entwicklungsphysiologie).** Einführende Erörterungen. Physiologie der Keimung. Aktivitätswechsel ganzer Pflanzen (endogener Jahresrhythmus). Das Wachstum. Differenzierung. Regeneration. Der Gestaltswechsel. Die Bedingungen der Reproduktion. Die Geschlechtsbestimmung. Die Bedingungen der Kopulation und Meiosis. — Literatur-, Namen- und Sachverzeichnis.

Zweiter Band in Vorbereitung.

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Springer-Verlag, Berlin - Göttingen - Heidelberg. — Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg
Printed in Germany